

Untersuchungen zur Farbvariation der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* L. (Insectivora, Soricidae), und der Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* L. (Rodentia, Muridae), in Populationen Nordwestdeutschlands

Von RÜDIGER SCHRÖPFER

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster

Eingang des Ms. 12. 1. 1972

A. Einleitung

Wenn sich Rassen einer homiothermen Tierart über ein so großes Gebiet verbreitet haben, daß sie unterschiedlichen Klimaten ausgesetzt sind, so kann man beobachten, daß die Rassen der feuchten und warmen Regionen stärker Melanine in den Integumentderivaten (Haare, Federn) anreichern als die der kühlen und trockenen geographischen Räume. GLOGER (1833) war der erste, der diese Erscheinung an Vogelbälgen und Säugetierfellen entdeckte und beschrieb. Nach ihm wurde die daraus abgeleitete Regel benannt (RENSCH 1929).

Da seit der Jahrhundertwende in größerem Umfang Balgserien in den Museen archiviert werden, sind seither Arbeiten über die „Glogersche Regel“ erschienen, die auf umfangreichem Belegmaterial aufbauen konnten.

So wurden zur Begründung der Rassenkreislehre unter anderen die Rassen der Gattung *Certhia* und *Parus* bearbeitet. An diesen Beispielen zeigte es sich, daß Farbunterschiede schwer zu quantifizieren sind. Sie wurden daher subjektiv beschrieben (RENSCH 1929, 1936).

Arbeiten, in denen ein optischer Vergleich von Farbprobe und zu bestimmender Farbfläche durchgeführt wurde (FELTEN 1952; ZIMMERMANN 1951, 1956), benutzten die Farbtafel von RIDGWAY (1912). Auch hier blieb die Farbuordnung subjektiv.

Nachdem SUMNER (1929) die geographische Variation von *Peromyscus polionotus* aus Florida und Alabama zunächst beschreibend dargestellt hatte, objektivierte er (1927) die Farbdefinitionen durch Remissionsmessungen am „Ives tint photometer“. DICE (1932) verbesserte diese Meßmethode und konnte so, von der subjektiven Wahrnehmung des Beobachters unabhängiger, Angaben über die Farbe und Helligkeit von Fellen der Hirschmaus *Peromyscus maniculatus bairdii* aus Nordamerika machen. LUBNOW und NIETHAMMER (1963) benutzten zusätzlich das von der CIE genormte internationale Maßsystem zur Bestimmung der Farbvalenzen und Umrechnung in Helmholtz-Maßzahlen. In einer rassenanalytischen Diskussion über die Haubenlerchengattung *Galerida* demonstrierten sie die Arbeitsmethode. Es war ihnen möglich, mit diesem Verfahren eine Rassentrennung vorzunehmen.

Diese Methode erlaubt es, auch Farbvariationen von Kleinsäugetierpopulationen objektiver zu analysieren, als es bisher in den wenigen vorliegenden Arbeiten geschehen ist. Die Meßdaten ermöglichen zudem einen Populationsvergleich und können Beziehungen zwischen der Farbausbildung und den Umweltfaktoren aufdecken (KNIPRATH 1967).

Für die folgenden Untersuchungen eigneten sich besonders *Sorex araneus* und *Apodemus sylvaticus*, da beide Arten bemerkenswerte regional unterschiedliche Fellfärbungen aufweisen (z. B. GOETHE 1952; ZIMMERMANN 1936) und von ihnen außerdem genügend Balgmaterial zu beschaffen war.

Für die Überlassung des Themas möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. ALTEVOGT, aufrichtig Dank sagen. In Gesprächen zur Durchführung der Arbeit erfuhr ich stets vielseitige Beratung, wohlwollende Kritik und freundliche Unterstützung.

B. Material und Methode

1. Balgmaterial

Von 610 bearbeiteten Bälgen der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* L., Soricidae) und der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L., Muridae) stammen 371 von Fangexkursionen, die ich im nordwestdeutschen Raum in den Jahren 1967 bis 1970 durchführte.

Weitere 99 Bälge wurden mir freundlicherweise überlassen vom Zoologischen Museum der Humboldt-Universität, Berlin (Frl. Dr. ANGERMANN), 30 Bälge vom Zoologisch Museum, Amsterdam (Drs. VAN BREE) und 73 Bälge vom Landesmuseum für Naturkunde, Münster (Prof. Dr. FRANZISKET).

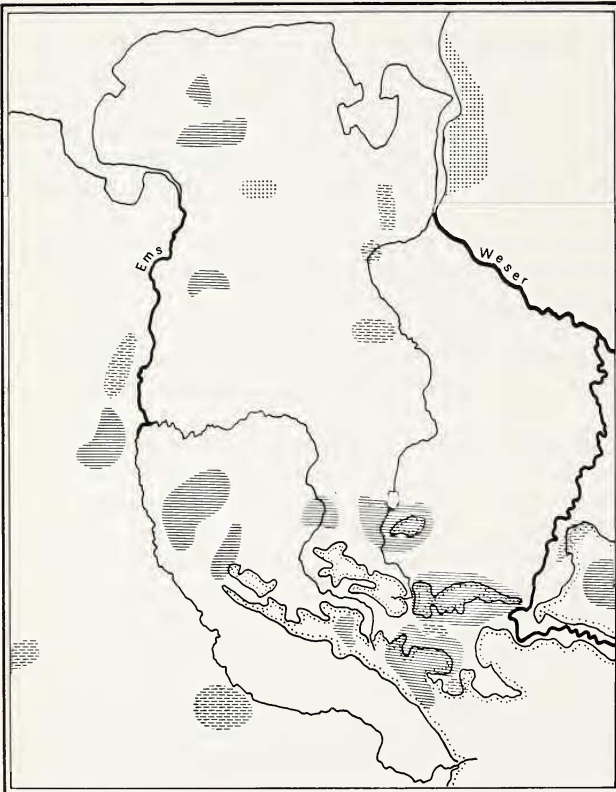
Außerdem konnte ich 37 Bälge der Sammlung von Herrn Dr. GOETHE im Landesmuseum für Naturkunde, Münster, bearbeiten und in die umfangreiche Sammlung oldenburgischen Materials von Herrn Dr. FRANK, Braunschweig, Einsicht nehmen. Herr Studienreferendar LANG, Senne-stadt, fing einen Teil der Waldmäuse aus der Ravensberger Mulde. Allen sei für die freundliche Unterstützung und Materialbereitstellung sehr herzlich gedankt.

2. Meßmethoden

Insgesamt wurden 420 Bälge photometrisch vermessen, und zwar 190 Stück *Sorex a. araneus* und 230 Stück *Apodemus s. sylvaticus*, deren Herkunft aus Tabelle 1 zu ersehen ist.

Die Remissionsmessungen wurden im Beckman-DU-Spektralphotometer gewonnen. KÖRTING (1964) hatte für seine Remissionsmessungen mit diesem Gerät die Fellpräparate so zugeschnitten, daß sie in das Fach des Probeschiebers neben den Vergleichsstandard paßten.

Da Kleinsäugetierbälge aus dem Untersuchungsgebiet (Abb. 1) nur in weni-



- ==== eigenes Balgmaterial
- Sammlungsmaterial
- Literaturangaben

Abb. 1. Untersuchungsgebiet

gen Sammlungen vorliegen und daher einen relativ hohen Wert für vergleichende Erörterungen besitzen, zum anderen auch Museumsmaterial unbeschädigt verarbeitet werden sollte, war es nötig, einen „Balgträger“ zu bauen. Mit diesem Zusatzgerät wurde der zu messende Balg gegen die Meßöffnung des Photometers gepreßt. Die Meßöffnung ist für kleine Bälge zu groß, so daß mit zwei schwarzen Schablonen gearbeitet wurde, die den Öffnungsdurchmesser auf 12 mm (*S. araneus*) bzw. 15 mm (*A. sylvaticus*) verringerten.

In 20 Probemessungen zeigte sich, daß eine unterschiedliche Lage der Fellhaare und eine veränderte Richtung des Balges im „Balgträger“ die Remissionswerte beeinflussen (vgl. jedoch hierzu KÖRTING 1964). Für einen Datenvergleich ist Voraussetzung, daß die Haare aller Felle für die Messung mit gleicher Sorgfalt in die natürliche Lage gebracht und die Bälge stets in derselben Richtung eingespannt werden. In der Meßöffnung muß der Balg glatt, also ohne Rückenwölbung, erschein.

Die errechneten Daten sind aber nur dann vergleichbar, wenn mitgeteilt wird, welche Stelle des Tierfelles photometriert wurde.

SUMNER (1927) erfaßte mit der Meßöffnung seines Ives-Photometers beinahe die gesamte Oberseite eines *Peromyscus*-Felles. Es sind seitdem keine Maßangaben aus der Literatur bekannt, denen derart große Meßflächen zugrunde liegen, sondern man mißt jeweils nur eine Teilfläche des Balges. Dieser Bereich muß daher für den Gesamteindruck von Helligkeit und Farbe des Tieres annähernd repräsentativ sein und wird, da sich hierfür bisher keine objektiven Meßverfahren bewährt haben, empirisch bestimmt. Für die Messungen in dieser Arbeit wählte ich die Sakralregion der Dorsalseite. Ihre Fläche ist für die Photometrie genügend groß und erfaßt bei den Tieren den Bereich, der für den Farbeindruck der Oberseite charakteristisch ist.

Bei *Sorex araneus* wurde nur die Fläche innerhalb der Schabracke ohne den helleren Flankenstreifen gemessen.

Tabelle 1

Fanggebiete und Anzahl der vermessenen Tiere

Art		<i>Sorex araneus</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>
Fanggebiet	Kennbuchstaben		
Meerhusener Moor	Me	24	
Bourtanger Moor	Bo		10
Hesepor Moor	He	9	13
Baccum (Lingen/Ems)	Ba		10
Dümmer	Dü	44	
Oppenweher Moor	Op	12	
Stemweder Berg	St		53
Gehlenbecker Moor	Ge	18	
Nettelstedter Moor	Ne	10	10
Wiehengebirge West/Limbergzug	Li		13
Wiehengebirge Ost (Porta Westfalica)	Wo		10
Ravensberger Mulde			
Zentrum (Enger bzw. Hücker Moor)	Rz	26	15
Ravensberger Mulde West (Riemsloh)	Rw		8
Ravensberger Mulde Ost (Bad Oeynhaus)	Ro		11
Ravensberger Mulde Nord (Schnathorst)	Rn		7
Teutoburger Wald (Borgholzhausen und Bielefeld)	Te		19
Teutoburger Wald (Umgebung Detmold, leg. Fr. Goethe)	De	16	11
Giller Berg (Rothaargebirge)	Gi	8	
Fürstenwalde/Spree	Fü		8
Großruderstedt (Thüringer Becken)	Gr	13	13
Königswalde (Erzgebirge)	Kö		10
Saßnitz/Rügen	Sa	10	
Insel Terschelling			9)

In den meisten Fällen genügte es, den Remissionswert in Abständen von 25 bzw. 50 nm zu bestimmen. Nur bei sehr hellen, farbgesättigten Bälgen wurden im Bereich über 500 nm Schritte von 10 nm eingehalten, um die Remissionskurve mit hinreichender Genauigkeit darstellen zu können.

3. Berechnungsverfahren

Für jeden spektralphotometrisch gemessenen Balg zeichnete ich die Remissionskurve. Diese liegt bei dunklen Tieren niedriger als bei hellen und verläuft bei grauen Bälgen flacher als bei farbgesättigten (Abb. 2). Die Remissionskurve dient als Grundlage für die Berechnung der Farb- und Helligkeitswerte.

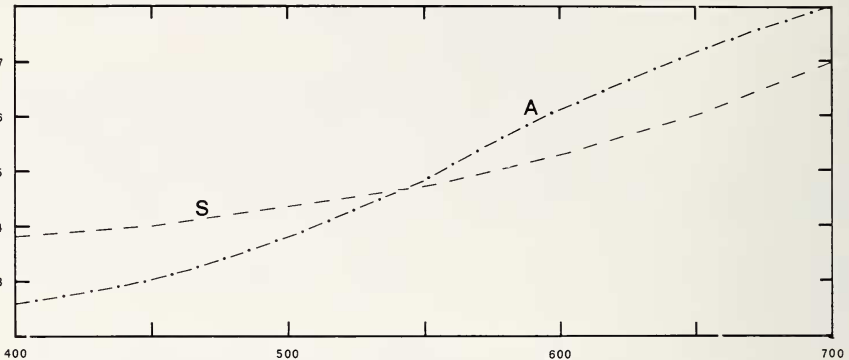


Abb. 2. Remissionskurven *Sorex araneus* (S) und *Apodemus sylvaticus* (A) — Abszisse: Wellenlänge in nm, Ordinate: Remission in %

Es wurden auf den vom Fachnormenausschuß festgelegten Auswahlordinaten für die im Photometer verwendete Normlichtart A die Remissionswerte aus der Kurve abgelesen (3×30 Werte), addiert und mit den vorgeschriebenen Faktoren multipliziert. Hiernach war die Leuchtdichte (= Helligkeit) des Felles bereits gewonnen, d. h. die Stufe in der Grauskala war bekannt.

Um die Helmholtz-Maßzahlen bestimmen zu können, müssen die Normfarbwertanteile (x, y) errechnet werden, die die Koordinaten des Farbortes im Farbtafeldiagramm sind.

Durch Relation von Streckenproportionen erhält man den spektralen Farbanteil p_e (= Farbsättigung oder Farbdichte). Mithin liegen nun Helligkeit und Sättigung des Felles in Zahlen transformiert vor und können rechnerisch weiter verarbeitet werden.

Die farbtongleichen Wellenlängen liegen bei den bearbeiteten Tieren zwischen 580 und 600 nm.

Für die statistischen Berechnungen wurden die mathematischen Grundlagen und das Formelmateriale den folgenden Werken entnommen: VAN DER WAERDEN 1957; LIENERT 1962; LINDNER 1964; WEBER 1967.

Um zwischen den Populationen Vergleiche anstellen zu können, berechnete ich die Stichprobenmittelwerte mit ihren Vertrauensbereichen $\bar{x} \pm t \frac{s}{\sqrt{n}}$

Hierbei sind \bar{x} der Stichprobenmittelwert, t der gewählte Wert aus der STUDENT-Signifikanzschwellentabelle, s die Standardabweichung der Einzelwerte und n der Stichprobenumfang. Die Werte des Einzeltieres spielen bei derartigen Populationsanalysen nur eine untergeordnete Rolle. Daher besitzen Maximum- und Minimumwerte sowie die Standardabweichung nur eine geringe Aussagekraft. Der Standardfehler des Mittelwertes wurde mit dem Wert der t -Tabelle für die Irrtumswahrscheinlichkeit $P = 5\%$ und dem entsprechenden Freiheitsgrad multipliziert. Der t -Wert ist bei kleinen Stichproben dem aus der Normalverteilung abgeleiteten k -Wert vorzuziehen, da er sich mit dem Stichprobenumfang ändert. Wird eine andere Signifikanzschwelle als 5% gewählt oder erreicht, so wird dieses an dem betreffenden Ort vermerkt.

Für die schriftliche Anleitung zur Messung und Berechnung von Leuchtdichte und spektralem Farbanteil bin ich Herrn Prof Dr. RICHTER, Fachnormenausschuß Farbe, Berlin, zu Dank verpflichtet.

4. Grundlagen zur Klimacörterung

Im Freiland benutzte ich für die Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessungen Maxima-Minima-Thermometer, Thermohygrographen der Firma Thies (Göttingen) und ein Aßmannsches Aspirationspsychrometer.

Als Grundlage für die Klimacharakteristik des Untersuchungsgebietes wurden herangezogen der Klima-Atlas von Niedersachsen (KA-N), der Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen (KA-W), das Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands (HGD) und die Klimakunde des Deutschen Reiches (KDR).

Für die Vermittlung und Erläuterung von Klimadaten sowie für kritische Hinweise und klärende Gespräche über das Klima im nordwestdeutschen Raum und über mikroklimatische Erscheinungen danke ich sehr Herrn Prof. Dr. BLÜTHGEN, Institut für Geographie und Länderkunde, Münster, Herrn Dr. BLUME, Wetteramt Bremen, und Herrn Dr. KOHLBACH, Wetteramt Hannover.

5. Vergleich der Meßgrößen mit den Melaningruppen

GÖRNITZ (1923) unterschied in seinen Untersuchungen über die Pigmentfarben der Vogelfeder zwei Gruppen von Melaninen: die in Alkalien schwerlöslichen Eumelanine und die leichtlöslichen Phäomelanine. Zu den ersten zählte er schwarze Pigmente und solche mit schwarzbraunen und dunkelbraunen Farbtönen. Alle übrigen helleren (gelbbraunen und rotbraunen) stellte er zu den Phäomelaninen. Die Definition der beiden Melaningruppen wird auch noch heute in der Literatur verwendet, da bisher keine geeigneteren Klassifikationskriterien gefunden wurden. Es konnte bis jetzt nicht eindeutig geklärt werden, ob sich die beiden Melaninarten im Oxydationsgrad unterscheiden (GÖRNITZ 1923), ob ihre Entstehung auf verschiedene Substrate zurückzuführen ist (FITZPATRICK und KUKITA 1959) oder ob sie in der Eiweißkomponente differieren (LUBNOW 1963).

Um zwischen den obigen Bezeichnungen der Melaningruppen und den beiden Meßgrößen Leuchtdichte und Farbdichte eine Verbindung zu schaffen, setzte ich den Grad der Leuchtdichte der Pigmentationsstärke des Eumelanins gleich. Das bedeutet, daß ich das Eumelanin als schwarzes, also unbuntes Pigment ansehe. Dementsprechend gibt die Farbsättigung an, in welchem Maß Phäomelanin abgelagert ist.

C. Intra- und interpopuläre Analysen

I. *Sorex araneus*

Bei der Beurteilung von Kleinsäugetierbälgen ist es wichtig, das Alter der Tiere zu berücksichtigen, da häufig im Laufe des Lebens Haarkleider mit unterschiedlicher Färbung und Fellstruktur auftreten.

In den ersten Wochen nach der Geburt trägt *S. araneus* ein Erstlingskleid (oft auch Jugendkleid genannt), das sich durch seine helle Farbe von den folgenden Haarkleidern abhebt. Daher habe ich für die Untersuchungen nur Tiere photometriert, die zwei der folgenden drei Merkmale erkennen ließen:

1. abgestoßene Schwanzbehaarung,
2. abgeflachte bzw. nicht mehr zu erkennende Höcker der beiden ersten unteren Incisivi,
3. gut ausgebildete Seitendrüsensfelder.

Diese Merkmale geben bei Hoch- und Spätsommerfängen einen eindeutigen Anhaltspunkt, daß Tiere vorliegen, die im Frühjahr eine Haarung durchgemacht haben, also Vorjahrestiere sind.

Bei den fortpflanzungsaktiven Sommertieren läßt sich das Geschlecht gut bestimmen. Im Winter ist dieses häufig außerordentlich schwierig. Wegen der fehlenden Eindeutigkeit in der Geschlechtsbestimmung wurde das Waldspitzmausmaterial nicht nach Geschlechtern aufgliedert.

1. Intrapopuläre Analyse

Im norddeutschen Raum unterliegt die Waldspitzmaus einem ausgeprägten saisonalen Haarwechsel. Dieser ist von STEIN (1954) zeitlich bestimmt, analysiert und gedeutet

worden. Mit den Haarveränderungen dieser Spitzmausart unter natürlichen und Labor-Bedingungen beschäftigte sich BOROWSKI (1959, 1964).

Das Sommerfell von *S. araneus* erscheint in einem braunen Farbton, der mehr oder weniger dunkel sein kann. Selten jedoch ist die Verdunklung so intensiv, daß ein derart tiefes Schwarz entsteht, wie es für die Winterfelle kennzeichnend ist. Dieser jahreszeitliche Unterschied in der Fellfärbung ist in den *S. araneus*-Populationen des nordwestdeutschen Raumes eine auffällige Erscheinung, die auch GOETHE (1955) nach der Durchsicht seines Detmolder Spitzmausmaterials beschreibt.

44 photometrierte Bälge aus der Dümmer-Population (Dü) zeigen, daß dieser Unterschied signifikant ist. Der Mittelwertvergleich im t-Test ergab, daß *die Sommertiere heller sind als die Wintertiere* ($t = 3,0$ bei $P = 1\%$), also eine höhere Leuchtdichte aufweisen. Ähnlich verhält sich die Farbsättigung: *Die Sommerbälge erreichen eine signifikant höhere Sättigung als die Winterbälge* ($t = 5,4$ bei $P = 1\%$).

Dagegen fand RÖBEN (1969a), der im bloßen Sichtvergleich die *S. araneus*-Populationen aus der Umgebung von Heidelberg untersuchte, keinen jahreszeitlichen Farbunterschied.

2. Interpopuläre Analyse

Für die interpopuläre Analyse von *S. araneus* werden aus verschiedenen Gebieten des nordwestdeutschen Raumes Populationen herangezogen, von denen besonders die des Flachlandes, der Mittelgebirge und der Ravensberger Mulde bemerkenswerte Abweichungen erkennen lassen.

Der signifikante Unterschied zwischen Sommer- und Winterfellen (s. o.) macht einen getrennten interpopulären Vergleich notwendig.

a. Sommertiere

Die Mittelwerte der Leuchtdichte sind in den sieben Sommerstichproben von relativ großen Vertrauensbereichen umgeben. Die Lage der für die Flachlandpopulationen errechneten Leuchtdichtewerte (Abb. 3, He, Ne, Op) deutet darauf hin, daß es sich allgemein um relativ dunkle Tiere handelt. Das Heseper Moor besiedeln Waldspitzmäuse, die eine äußerst dunkle Schabracke tragen. Einige dieser Bälge fallen durch ebenso niedrige Helligkeitswerte auf wie manche Bälge aus der Dü-Winterstichprobe.

Hellere Tiere findet man in den Mittelgebirgen. Die hellsten Exemplare stammen aus dem Detmolder Raum. GOETHE (1955) schreibt über die von ihm gesammelten

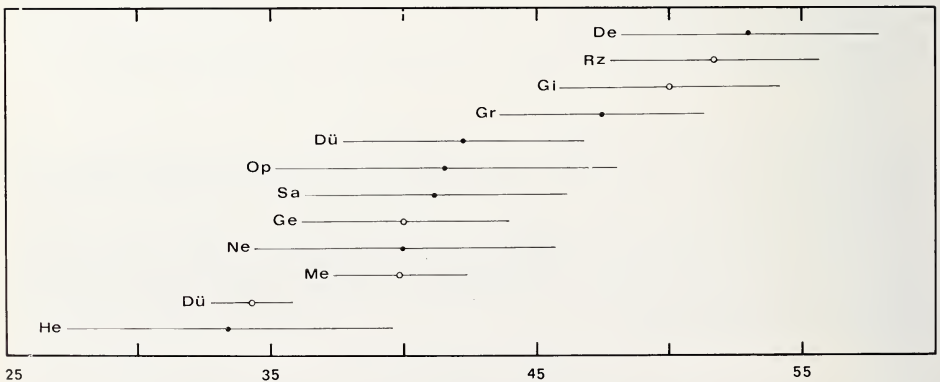


Abb. 3. *Sorex araneus*. Mittelwerte der Leuchtdichte mit den Vertrauensbereichen — Kreise: Winterstichproben, Punkte: Sommerstichproben, Abszisse: Leuchtdichte

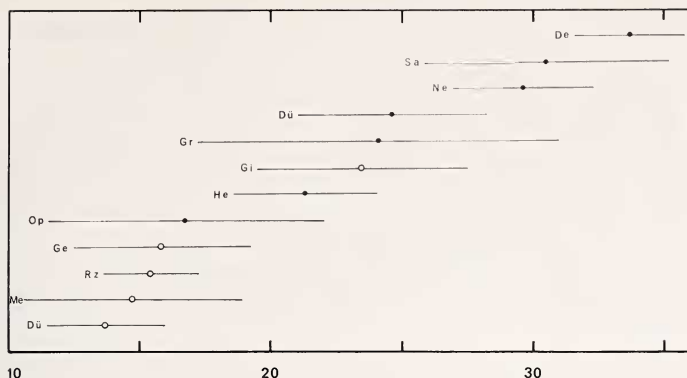


Abb. 4. *Sorex araneus*. Mittelwerte der Farbdichte mit den Vertrauensbereichen — Kreise: Winterstichproben, Punkte: Sommerstichproben, Abszisse: Farbdichte

Tiere: „Alle ... Stücke, auch die dunkelsten, sind heller ... als die Exemplare aus der Mark Brandenburg und der Marsch bei Wilhelmshaven.“

In der Op- und der Gr-Serie kommen Bälge mit einer graubraunen Schabracke vor. Daher sind die Stichprobenmittelwerte dieser Populationen in der Leuchtdichte relativ hoch (Abb. 3), in der Farbdichte dagegen recht niedrig (Abb. 4). Die großen Vertrauensbereiche (Abb. 4) deuten darauf hin, daß in den Sommerstichproben die Farbdichte der Schabracke ziemlich uneinheitlich auftritt.

b. Wintertiere

Unter den Flachlandpopulationen (Dü, Me, Ge) hat die Winterstichprobe aus dem Dümmergebiet den niedrigsten Leuchtdichtewert (Abb. 3). Sie setzt sich aus Bälgen zusammen, die alle eine fast rein schwarze Schabracke aufweisen.

Die Wintertiere aus der Ravensberger Mulde (Rz) und dem Mittelgebirge (Gi) zeigen im Vergleich dazu auffallend hohe Helligkeitswerte.

Da das schwarze Eumelanin in der Schabrackenfärbung der Winterfelle häufig dominiert, befinden sich die Stichprobenmittelwerte für die Farbdichte im unteren Teil des Diagrammes (Abb. 4, Dü, Me, Ge).

Eine Ausnahme stellt die Rz-Population dar, in der fast ohne Abweichung graubraune Winterfelle zu finden sind. Eine spärliche Farbsättigung verbunden mit einer hohen Leuchtdichte hebt diese Population deutlich von den übrigen Winterpopulationen ab (Abb. 6).

c. Farbvergleich der Sommer- und Winterpopulationen

Aus der Farbbeschreibung der *S. araneus*-Bälge kann man entnehmen, daß eine Beziehung zwischen der Helligkeit und der Farbsättigung besteht. Der Verlauf der Regressionsgeraden (Abb. 5) weist auf die Art der Abhängigkeit hin. Die Population Rz wurde wegen ihrer stark abweichenden Lage im Diagramm nicht in die Regressionsberechnungen einbezogen. Die Korrelationsanalyse ergab die folgenden Werte:

	pe Winter	pe Sommer
Y Winter	0,9795	
Y Sommer		0,9273

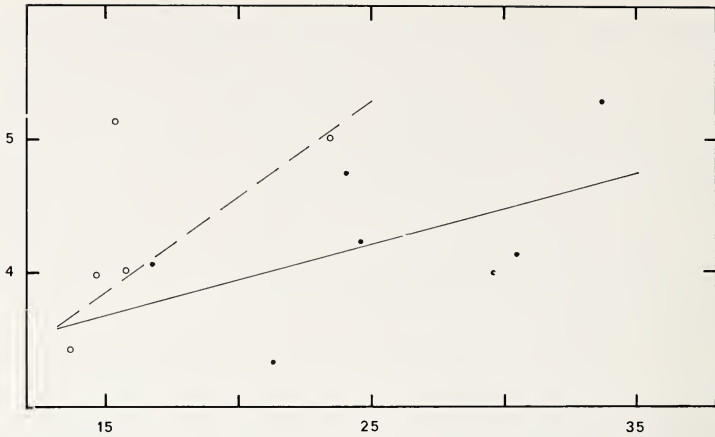


Abb. 5. *Sorex araneus*. Regressionsgeraden — Punkte und gezogene Linie: Sommerstichproben, Kreise und unterbrochene Linie: Winterstichproben, Abszisse: Farbdichte, Ordinate: Leuchtdichte

Für die Wintertiere ist der Korrelationskoeffizient r mit $P < 0,01$ gut gesichert, für die Sommertiere mit $P < 0,05$. Das bedeutet, daß mit zunehmender Helligkeit die Farbdichte steigt. Je weniger schwarze Eumelanine eingelagert werden, desto stärker dominieren die hellbraunen Phäomelanine.

In Abb. 6 sind die Stichprobenmittelwerte mit den Vertrauensbereichen der Leuchtdichte und der Farbdichte aufgetragen. Bei farblich sehr ähnlichen Populationen kommt es zu einer starken Überdeckung der Vertrauensbereiche. Die beträchtlich voneinander abweichenden Werte für die Farbsättigung und die Helligkeit der Sommer- und Winterstichproben aus der Dü-Population machen deutlich, daß es nicht gleichgültig ist, aus welcher Jahreszeit *S. araneus*-Felle für eine Diskussion ausgewählt werden, in der über die systematische Zuordnung der betreffenden Tiere entschieden werden soll.

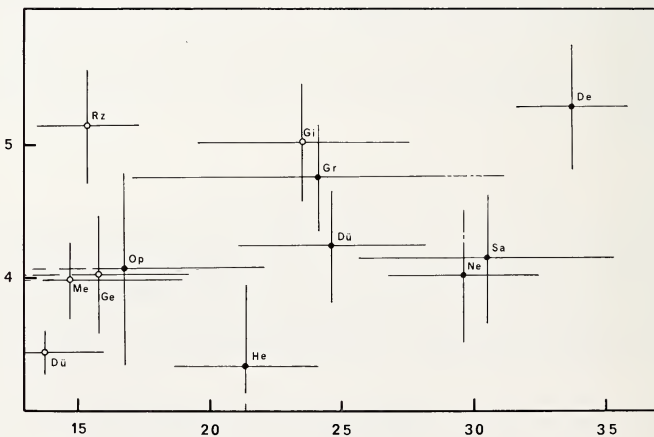


Abb. 6. *Sorex araneus*. Mittelwerte mit den Vertrauensbereichen — Punkte: Sommerstichproben, Kreise: Winterstichproben, Abszisse: Farbdichte, Ordinate: Leuchtdichte

d. Die Mittelgebirgspopulationen

Beachtung verdienen die Winterpopulation des Sauerlandes und die Sommerpopulation des Detmolder Raumes, die sich, wie oben betont wurde, durch ihre hohen Helligkeitswerte auszeichnen. Es scheint, daß allgemein die Schabrackenfärbung der Mittelgebirgspopulationen recht hell ist. Das trifft sowohl für das Obere Weserbergland und das Sauerland¹ zu als auch für die Eifel (v. LEHMANN 1966) und den Harz (ZIMMERMANN 1951). GOETHE (1955) wies, unterstützt durch ZIMMERMANN, auf Grund seines hellen Detmolder *S. araneus*-Materials darauf hin, daß hier möglicherweise eine Einmischung der geographischen Rasse *tetragonurus* vorliegen könnte, die keine Schabracke trägt. Wird zur Unterscheidung der Rassen *S. a. araneus* und *S. a. tetragonurus* die Ausbildung der Schabracke herangezogen (MILLER 1912; ZALESKY 1948; ZIMMERMANN 1951), so ist dieses ein Fellmustermerkmal. Bekommen nun die dreifarbigigen Tiere der Rasse *araneus* (Schabracke dunkelbraun, Flankenzone abgesetzt hellbraun, Unterseite hellgrau) eventuell auf Grund klimatischer Einflüsse (F. II. 2.) eine hellere Schabracke, so wird der Farbeindruck der Körperoberseite einheitlicher, da nun die Schabracke farblich stark den Flankenzone gleicht. Diese *araneus*-Tiere sehen daher hellen *tetragonurus*-Tieren ähnlich. Diese Ähnlichkeit kann aber kein Anzeichen für eine Mischung von *araneus* und *tetragonurus* sein, da man sonst in einer Mischpopulation auch Tiere finden müßte, die trotz einer recht dunklen Oberseite keine Schabracke, also keine gegen die helleren Flanken deutlich markierte Rückenzone zeigen dürften. Bisher gibt es keine Literaturangaben über adulte *S. araneus*-Exemplare aus den nordwestdeutschen Mittelgebirgen, die die Voraussetzung erfüllen: „The contrast between back and sides often not conspicuous, though back is frequently blackish“ (MILLER 1912), und die somit der Rasse *tetragonurus* angehören würden.

RÖBEN (1969a) stellt seine Tiere zu *S. a. tetragonurus*. Diese Zuordnung erscheint zweifelhaft, da er schreibt: „... die Ausbildung der hellen Seitenfärbung (Schabracke) ... ist bei den Tieren des Rhein-Neckar-Gebietes sehr verschieden ...“ Die Schabracke ist jedoch die „Rückendecke“.

Dagegen kommt v. LEHMANN (1955) bei einem umfassenden Vergleich seines *S. araneus*-Materials aus der Eifel zu dem Schluß, daß „die Varianten der Nominatform das Bild beherrschen“. Offenbar sieht es so aus, daß die Schabrackenfarbe bei einer Vielzahl von ökotypischen Morphen variiert.

Während oben unter dem Begriff „Aufhellung“ ein Hellerwerden der Schabracke verstanden wird, beschreiben v. LEHMANN (1955) und OLERT (1969) aus der Eifel helle *S. araneus*-Tiere mit kleiner Kopf-Rumpf-Länge, bei denen der Helligkeitseindruck dadurch hervorgerufen wird, daß die Schabracke relativ schmal ist, und so die wenig pigmentierten Seiten den Gesamteindruck „hell“ entstehen lassen. Man vermutet, daß die von OTT (1968) in der Schweiz durch Chromosomenuntersuchungen entdeckte Art *S. gemellus* auch weiter im Norden vorkommt (OTT und OLERT 1970). Im hiesigen Untersuchungsgebiet habe ich begonnen, diesen Fragenkomplex zu bearbeiten.

Im nordwestdeutschen Gebiet ist nach den aufgeführten Daten für die Art *S. araneus* kennzeichnend, daß sie einem ausgeprägten saisonalen Farbwechsel unterliegt und daß die helleren Tiere farbgesättigter sind als die dunklen. Die Waldspitzmäuse der norddeutschen Tiefebene tragen oft tief braunschwarze Schabracken. Dagegen sind die Felle aus den Mittelgebirgspopulationen und der Ravensberger Mulde auffallend hell.

¹ Im Juli 1971 fingen wir am Giller Berg/Sauerland 25 Sommertiere von *Sorex araneus*, die sich in die obige Darstellung zwanglos einfügen: Die Sommertiere sind wenig heller als die Wintertiere, jedoch auffällig heller als die Sommertiere der übrigen Populationen.

Diese Farbausprägungen sind möglicherweise klimaabhängig. Ihre Beziehungen zu Klimafaktoren werden weiter unten (F. II.) diskutiert werden.

II. *Apodemus sylvaticus*

Eine überaus starke Variabilität ist in der Fellfärbung von *Apodemus sylvaticus* zu beobachten. Unterschiedliche Grade der Verdunklung und der „Buntheit“ führten entweder zur Aufstellung weiterer geographischer Rassen oder aber es wurden statt dessen wegen der schwierig zu quantifizierenden, wechselnden Ausfärbung andere Merkmale (Kopf-Rumpf-Länge, Hinterfußlänge, Schädelmaße u. a.) herangezogen, die zahlenmäßig zu erfassen waren und denen daher ein höherer systematischer Wert zugeschrieben wurde.

In diesem Kapitel soll deshalb mit Hilfe der Farbmeßgrößen geklärt werden, wie stark die Waldmaus im nordwestdeutschen Raum variiert. So wird zunächst eine intrapopuläre Analyse darüber einen Aufschluß zu geben haben, ob man innerhalb einer Waldmauspopulation eine starke Farbvariabilität zu erwarten hat. Daran anschließend sollen die Populationen miteinander verglichen werden.

1. Intrapopuläre Analyse

Um ein gut gesichertes Ergebnis zu erhalten, ist es notwendig, die Maße möglichst vieler Tiere in eine Datenauswertung einzubeziehen. Wegen ihres recht großen Stichprobenumfangs bot sich daher die Steweder-Berg-Population für die intrapopulären Untersuchungen an.

a. Sexualdimorphismus

Es ist für den Beobachter äußerst schwer zu entscheiden, ob die weiblichen Tiere von *A. sylvaticus* farblich von den männlichen differieren. Die Messungen ergaben, daß der Mittelwert für die Helligkeit der Männchen ($n = 25$, $Y = 6,66$) wenig über dem der Weibchen liegt ($n = 18$, $Y = 6,47$). Alle Tiere gehören der 2. und 3., 4. und 5. Altersklasse an (Näheres zu den Altersklassen s. unter II. 1. b). Der t-Test ($t = 0,7259$) zeigt, daß die Differenz der beiden Mittelwerte nicht groß genug ist, um Signifikanz zu erreichen. Die Berechnung der Farbsättigung bringt ein ähnliches Ergebnis: für die Männchen $pe = 0,407$, für die Weibchen $pe = 0,414$, $t = 0,3962$. Daraus folgt, daß bei *A. sylvaticus* weder in der Helligkeit noch in der Farbdichte ein Geschlechtsdimorphismus zu finden ist.

b. Altersklassen und Farbvariabilität

Eine Möglichkeit für einen individuellen Fellfarbwechsel besteht bei den Haarungsvorgängen während der ungefähr zwanzigmonatigen Lebenszeit. Das Fell, das die Jungtiere in den ersten fünf bis neun Wochen tragen (Erstlingskleid), unterscheidet sich durch sein eintöniges Grau von den folgenden Haarkleidern.

Um eine altersgemäße Anordnung zu erhalten, teilte ich die Tiere nach dem Abnutzungsgrad der oberen Molaren fünf Altersklassen zu (vgl. FELTEN 1952). Die von RÖBEN (1969b) erwähnten Haarkleider fügte ich in dieses System ein. Die einzelne Klasse kennzeichnet eine bestimmte Zeitspanne im Leben des Tieres, gibt jedoch nicht sein genaues Alter an.

1. Altersklasse: Alle oberen Molaren ohne Abnutzungsspuren, Tier ausgefärbt, trägt das Juvenilkleid.
2. Altersklasse: 3. oberer Molar zum Teil abgenutzt. Diesen und den folgenden Molarenzustand findet man vom Herbst bis in das Frühjahr hinein. In dieser Zeit liegt,

wie RÖBEN (1969b) annimmt, die zweite Haarung. Ob diese im September stattfindet, also jahreszeitlich festliegt, müßte noch eingehender analysiert werden.

3. Altersklasse: 3. und 2. oberer Molar mit Abnutzungsspuren.

Da in den meisten Fällen bereits der 2. Molar mit in die Abnutzung einbezogen war, faßte ich die Tiere der 2. und 3. Altersklasse zusammen.

4. Altersklasse: 3. und 2. Molar stark abgekaut, 1. Molar am kaudalen Höcker von der Abnutzung erfaßt. Diese Tiere tragen das Adultkleid.

5. Altersklasse: 1. Molar wie die beiden übrigen mit stark reduzierten Höckerflächen. Tiere, die diesen Abnutzungsgrad zeigen, bilden nur eine kleine Zahl in den Stichproben. Offenbar wird dieses Alter selten erreicht. Sie haben die Haarung zum Senexkleid durchgemacht.

Für die Varianzanalyse ordnete ich je 10 Tiere in die 1., 2. + 3. sowie in die 4. und 5. Altersklasse ein und erhielt für die *Leuchtdichte* folgende Werte:

Ursprung der Variabilität	Summe der Abweichungsquadrate	Zahl der Freiheitsgrade	Varianz	Varianzverhältnis
zwischen den Gruppen	2,53	3	0,843	F = 1,43
innerhalb der Gruppen	21,22	36	0,589	

Bei einem Vergleich des Varianzquotienten mit dem Wert in der F-Tabelle ergibt sich kein signifikanter Helligkeitsunterschied zwischen den angegebenen Altersklassen.

Die Daten für die Varianzanalyse der *Farbdichte* lauten:

Ursprung der Variabilität	Summe der Abweichungsquadrate	Zahl der Freiheitsgrade	Varianz	Varianzverhältnis
zwischen den Gruppen	0,01	3	0,0033	F = 1,32
innerhalb der Gruppen	0,09	36	0,0025	

Da der F-Wert die Signifikanzschwelle nicht überschreitet, unterscheiden sich die Altersklassen auch nicht signifikant in der Farbdichte.

Nach diesen Berechnungen ist *keine eindeutige Verschiedenheit in der Helligkeit und der Farbsättigung zwischen den Haarkleidern* zu erwarten, die *A. sylvaticus* während der Individualentwicklung anlegt. Jedoch ist aus den Kurven (Abb. 7 u. 8) der Hinweis zu entnehmen, daß bis zur vierten Altersklasse die Melaninbildung gesteigert wird, mithin das Adultkleid am kräftigsten gefärbt ist. Sodann hellt sich das Fell mit zunehmendem Alter auf, dem ein Ergrauen des Haares (= Abnahme der Farbsättigung)

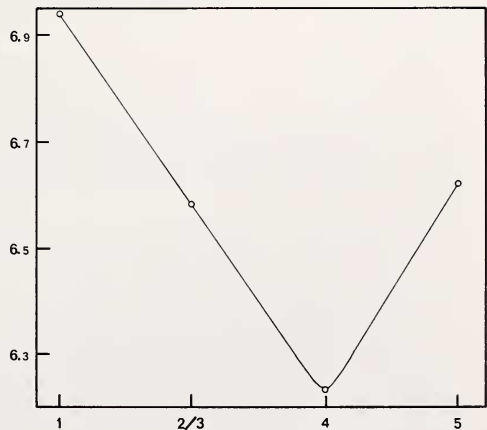


Abb. 7. *Apodemus sylvaticus* — Abszisse: Altersklasse, Ordinate: Leuchtdichte

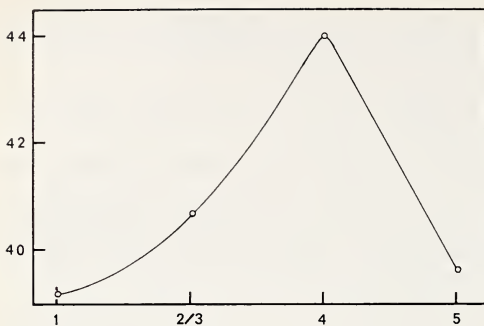


Abb. 8. *Apodemus sylvaticus* — Abszisse: Altersklasse, Ordinate: Farbdichte

der Gruppierungsmethode des Materials liegen. Der optische Eindruck der gelbbraunen Farbtöne verleitet den Beobachter dazu, die Fellpräparate heller einzustufen.

Die meisten Tiere jeder Altersklasse wies FELTEN der von ihm aufgestellten Farbgruppe III zu. Das deutet darauf hin, daß, wie oben auch die Varianzen der nordwestdeutschen Tiere zeigen, ein ausgeprägter Farbunterschied zwischen den Altersklassen bei den Rhein-Main-Tieren nicht zu erkennen war.

c. Saisonfärbung

Über die Frequenz der Haarung bei *A. sylvaticus* sind aus der Literatur keine einheitlichen Angaben zu erhalten. HAITLINGER (1967), der sich mit den auftretenden Haartypen von Arten der Gattung *Apodemus* beschäftigte, unterscheidet bei *sylvaticus* vier Haarkategorien: Winter-, Frühlings-, Sommer- und Herbsthaar. Da er bei der Waldmaus im Juni das kürzeste Haar beobachtete, betont er besonders den Sommerhaarwechsel. FULLAGAR (1967) versuchte an umfangreichem Material den Haarwechselablauf von *A. sylvaticus* nach der Pigmentierungsstärke und der Pigmentierungsmusterung, die auf der Integumentinnenseite erscheint, aufzuklären. Gut festlegbar ist der Haarungsablauf vom Erstlingskleid zum Juvenilkleid. Doch dann verhindert die unregelmäßige Pigmentation, einen terminabhängigen Haarwechsel zu erfassen. FULLAGAR fand weder eine jahreszeitliche noch eine altersabhängige Haarungsperiodizität.

RÖBEN (1969b) konstatierte vier Haarkleider, die nicht im saisonalen Rhythmus angelegt werden. Dem entspricht meine Beobachtung während Parallelpräparationen, daß die Waldspitzmaus eine jahreszeitlich auftretende Haarungspigmentation zeigt, die bei *A. sylvaticus* fehlt. Über das ganze Jahr hinweg findet man Waldmäuse mit Pigmentationsflächen. Das läßt sich auch aus der Tabelle von FULLAGAR (1967) ersehen.

Zur Klärung der Frage, ob sich Winter- und Sommertiere farblich unterscheiden, wertete ich die Meßergebnisse von Tieren aus, die ich in den Wintermonaten Dezember, Januar und Februar und den Sommermonaten Juni, Juli und August gefangen habe. Eine flächige Pigmentation hatte kein Exemplar.

121 Tiere wurden zur Analyse herangezogen. Die Sommer- bzw. Winterpopulationen wählte ich so aus, daß die Stichprobenmittelwerte innerhalb der Vertrauensbereiche lagen. Das Balgmaterial setzte sich aus Tieren der 2. bis 5. Altersklasse zusammen.

parallel läuft. Wie oben schon angedeutet, werden sehr alte Tiere mit einem hellen, angegrauten Senexkleid nur bei umfangreichen Fängen aus einer Population erbeutet (z. B. konnte ich von 97 Tieren aus der Stenweder-Berg-Population nur 10 in die fünfte Altersklasse einstufen). Käfigtiere erreichen dieses Alter jedoch häufig.

Das obige Ergebnis steht im Widerspruch zu den Angaben von FELTEN (1952). Aus seinen Kurvenbildern muß auf eine stetige Aufhellung von der 2. bis zur 4. Altersklasse geschlossen werden. Der Grund dafür mag in

Der Farbdichtevergleich

Sommertiere

3 Stichproben = 62 Tiere

$Y = 6,45$

$t = 0,7590$

Wintertiere

5 Stichproben = 58 Tiere

$Y = 6,61$

Der t -Test brachte keinen gesicherten Helligkeitsunterschied der Sommer- und Wintertiere.

Der Farbdichtevergleich

Sommertiere

3 Stichproben = 62 Tiere

$pe = 0,391$

$t = 0,2635$

Wintertiere

5 Stichproben = 58 Tiere

$pe = 0,381$

Auch hier läßt der t -Test auf keinen signifikanten Unterschied schließen.

Dieses Ergebnis bestätigt FULLAGARS Vermutung, daß *keine Verschiedenheit bei einem Vergleich von Sommer- und Winterfellen zu entdecken* ist. Im Gegensatz dazu stehen die Angaben von FELTEN (1952), da er meint, bei den Winterfellen „mit zunehmender Deutlichkeit ein Hervortreten der helleren Farbtöne“ bemerkt zu haben.

2. Interpopuläre Analyse

Die norddeutsche Tiefebene beherbergt eine Anzahl von Kleinsäugetierarten, deren Integumente sich durch eine besonders auffällige Verdunklung auszeichnen (z. B. *Arvicola terrestris*, *Clethrionomys glareolus*, *Micromys minutus*). Auch für die Waldmäuse trifft das zu. In den meisten Populationen des nordwestdeutschen Raumes ist bei diesen Tieren eine mehr oder weniger breite durch Eumelanin unterschiedlich intensiv geschwärmte Oberseite zu finden.

ZIMMERMANN (1936) lagen bei einer Rassenanalyse der Waldmaus derartige Exemplare aus dem Kreis Wesermünde vor, die er als *Sylvaemus sylvaticus natio obscurata* bezeichnete. Im mittel- und ostdeutschen Raum hatte er eine derart starke Verdunklung nicht angetroffen. Später nannte er (1956) weitere Gegenden, aus denen ihm sehr dunkle *A. sylvaticus*-Tiere bekannt geworden waren: Bourtanger Moor, Hesel/Ostfriesland und Ipweger Moor/Oldenburger Moor.

a. Populationsvergleich

Die im Westen und Norden der Ebene lebenden Populationen der Waldmaus fallen tatsächlich dadurch auf, daß in ihnen schwärzliche Tiere vorkommen. Die Stichproben Bo und He sind zwei derartigen Populationen entnommen. Ihre geringen Leuchtdichtewerte sind auf Abb. 9 eingetragen. Diese extrem dunklen Populationen enthalten vorwiegend Tiere, deren gesamte Oberseite schwärzlich ist; es kommen aber viele Helligkeitsübergänge vor bis hin zu wenigen Stücken mit einer nur geringfügig eingedunkelten Rückenmitte. Der Mittelwert für die Helligkeit der Bo-Stichprobe liegt weit außerhalb der Vertrauensbereiche der übrigen Stichproben. Sie erreicht den höchsten Verdunklungsgrad (= niedrigste Helligkeitsstufe). Bei drei Tieren war sogar die Körperunterseite von einer verstärkten Eumelanineinlagerung betroffen. Es muß darauf hingewiesen werden, daß es sich bei den dunklen Tieren nicht um Melanismen handelt, die sporadisch auftauchen und isoliert in einer Population stehen (vgl. NIETHAMMER 1959), sondern daß eine Vielzahl von Helligkeitsstufen zwischen den dunkelsten und hellsten Tieren existiert.

Waldmäuse, die ich vereinzelt in den Kreisen Norden, Aurich und Wittmund fing, gleichen in der Fellverdunklung denen vom Heseper Moor (He). Tiere aus dem Raum Oldenburg sind ähnlich intensiv verdunkelt wie die von Baccum (Ba), Burlage/Kreis Achendorf und aus dem Hümmling. Schon im optischen Vergleich lassen sich diese dunklen Serien leicht von den weiter südöstlich gesammelten trennen.

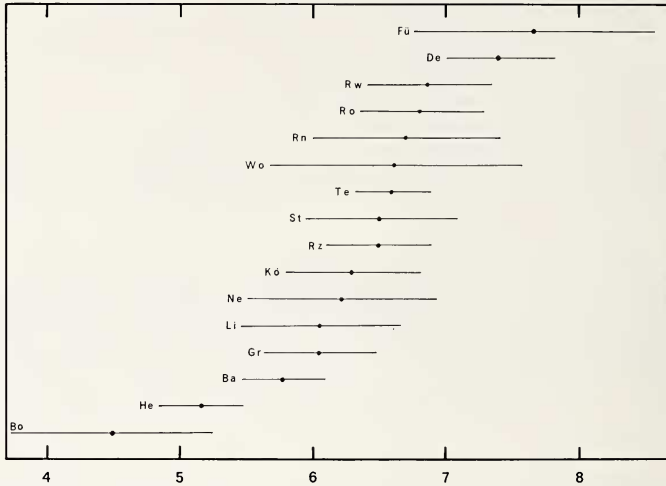


Abb. 9. *Apodemus sylvaticus*. Mittelwerte der Leuchtdichte mit den Vertrauensbereichen — Abszisse: Leuchtdichte

b. Die klinale Verteilung der Leuchtdichte

Nach dem bearbeiteten Fang- und Sammlungsmaterial und den Daten aus der Literatur kann die Leuchtdichteverteilung der *A. sylvaticus*-Populationen in der norddeutschen Tiefebene dargestellt werden (Abb. 10). Man findet eine Helligkeitsprogression in Form einer Kline. Die Tiere werden von Norden nach Süden bzw. von Nordwesten nach Südosten heller. Meine Testfänge ergaben, daß die Populationen des Küstenstreifens und die der Ostfriesischen Inseln abweichende Verhältnisse zeigen. Die Felle sind nicht so dunkel und weniger farbesättigt als diejenigen im Landesinneren (vgl. auch GOETHE 1952). Über die Randgebiete im Westen (Niederlande) und Osten (Weser-Elbe-Gebiet) kann wegen zu geringen oder fehlenden Materials nichts Genaues ausgesagt werden. In den Niederlanden scheinen sich die dunklen Populationen fortzusetzen.

In den Populationen der westlichen Mittelgebirgsausläufer (Li, Te) trifft man häufiger auf dunkle *A. sylvaticus*-Exemplare als in den östlichen Gebirgsgegenden (De). Auch im Tal der Unterweser sind dunkle Tiere in den Populationen zu finden. In der Münsterschen Bucht setzt sich die im Westen vorhandene Verdunklung nicht fort.

c. Die Korrelation zwischen Leuchtdichte und Farbsättigung

Der Verlauf der Regressionsgeraden auf Abb. 11 läßt eine Wechselbeziehung zwischen der Helligkeit und der Farbdichte vermuten. Die Gerade (unterbrochene Linie) für die Populationen des Flachlandes und der Gebirgsnordhänge macht das recht deutlich. Es besteht bei diesen Populationen eine signifikante Korrelation zwischen der Leuchtdichte und der Farbsättigung ($r = 0,8236$ für $P < 0,05$). Die klinale Zunahme der Helligkeit wird von einer Steigerung der Farbdichte begleitet. Werden die Popu-

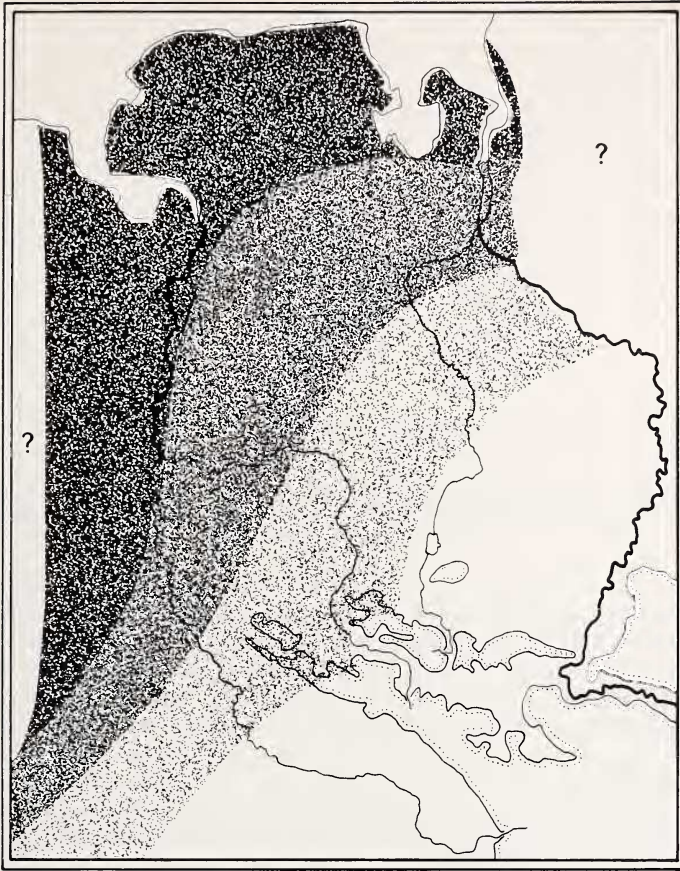


Abb. 10. *Apodemus sylvaticus*. Klinale Progression der Leuchtdichte Y

Anteil der verdunkelten Tiere in der Stichprobe



> 75 %



75 — 50 %



50 — 25 %



< 25 %

etwa zu erwartendes Stichprobenmittel

$Y \leq 5,5$

$Y \leq 6$

$Y > 6$

Stichprobenmittel wechselt in Abhängigkeit von den mikroklimatischen Verhältnissen im Demotop

lationen der Mittelgebirge und Mulden mit berücksichtigt, ist eine Beziehung der beiden Farbmeßgrößen nicht mehr eindeutig (gezogene Gerade). Das liegt daran, daß diese Populationen sich in der Fellfärbung anders verhalten. Sie werden daher im folgenden Abschnitt besonders betrachtet.

d. Die Populationen der Ravensberger Mulde und des Mittelgebirges

Die Stichprobe aus dem Zentrum der Ravensberger Mulde (Rz) hat eine geringe Farbdichte, obgleich sie nur mäßig verdunkelt ist (Abb. 12). Die Population setzt sich

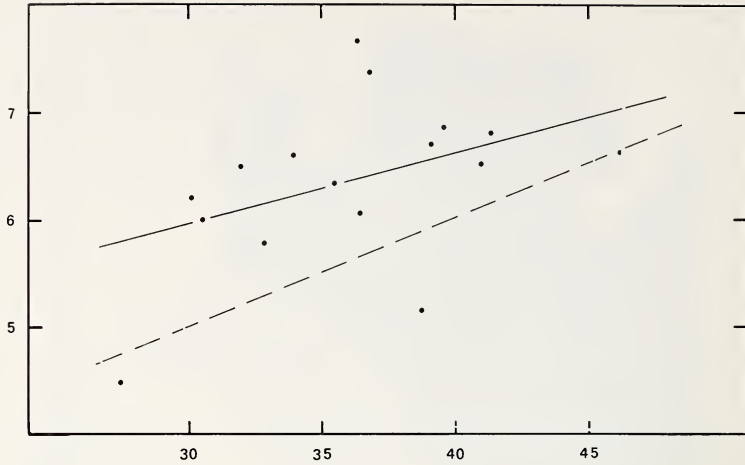


Abb. 11. *Apodemus sylvaticus*. Regressionsgeraden — gezogene Linie: Populationen gesamt, unterbrochene Linie: Populationen der Tiefebene und der Gebirgsnordhänge, Abszisse: Farbdichte, Ordinate: Leuchtdichte

aus Tieren zusammen, die wegen ihres grauen Phänotyps auffallen. Die relativ kleinen Vertrauensbereiche für Y und p_e zeugen von einer Einheitlichkeit in der Färbung dieser Waldmäuse. Die Tiere wurden an zwei Orten der Mulde gefangen. Die Populationen leben in Senken und Bachtälern, die häufig einen lichten Eichen-Hainbuchenwald oder Schwarzerlen-Eschenwald tragen. Diese Ödlandstreifen in der Kulturlandschaft der Mulde bilden die Hauptfläche der *A. sylvaticus*-Demotope. Im Sommer ziehen die Tiere, wohl hauptsächlich zur Nahrungssuche, auch auf die umliegenden Feldfluren. Die Baue werden an den Hängen der Ödlandtäler und in den Feldgehölzen angelegt. Diese Biotope sind auch die Überwinterungsstätten, da die angrenzenden Ackerflächen umgebrochen werden. *Die Morphologie der Landschaft und eine gewisse Bindung der Waldmäuse an die Ödlandbiotope lassen in der Ravens-*

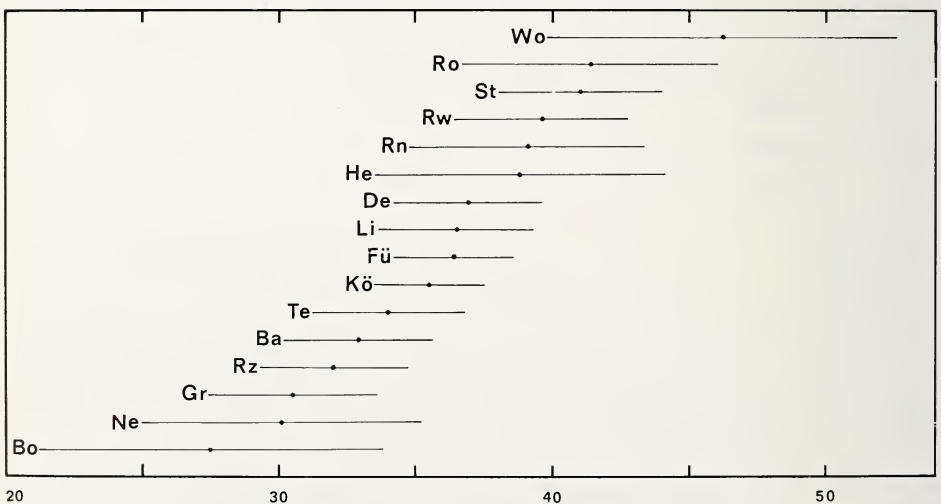


Abb. 12. *Apodemus sylvaticus*. Mittelwerte der Farbdichte mit den Vertrauensbereichen — Abszisse: Farbdichte

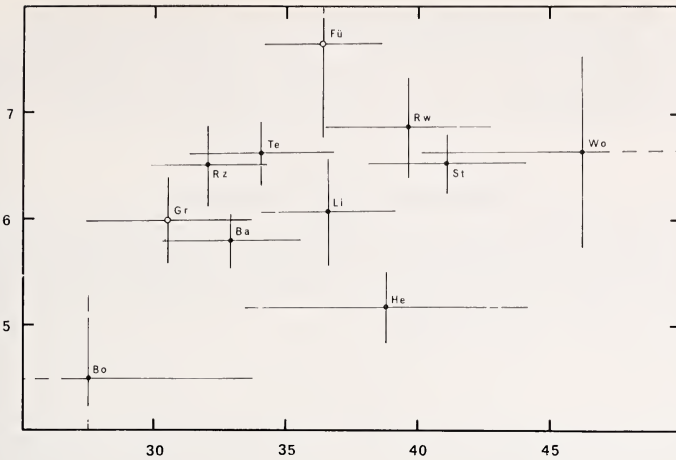


Abb. 13. *Apodemus sylvaticus*. Mittelwerte mit den Vertrauensbereichen — Kreise: Serien aus Mitteldeutschland, Punkte: Serien aus Nordwestdeutschland, Abszisse: Farbdichte, Ordinate: Leuchtdichte

berger Mulde Isolate dieser Muridenart entstehen. Die Mittelwerte für p_e der Stichproben, die an den Hängen der die Mulde eingrenzenden Gebirge gefangen wurden, sind einander sehr ähnlich und liegen alle weit außerhalb des Vertrauensintervalls der Zentrumpopulation (Abb. 12, Rn, Rw, Ro; Abb. 13, Rw). Graue Exemplare erbeutete ich erst wieder vereinzelt auf den höheren Lagen des Teutoburger Waldes (Abb. 12, Te).

Ein offenbar vergleichbares Ergebnis brachte die *A. sylvaticus*-Serie von Großruderstedt (Gr) aus dem Thüringer Becken. Die Grautypen dieser Stichprobe unterscheiden sich außerordentlich von den „bunten“ Tieren aus Fürstenwalde/Spree (Abb. 12, Fü). Ob die Farbsättigungsabnahme der Felle in der Ravensberger Mulde und dem Thüringer Becken ein typischer Muldeneffekt ist, müßte noch an Material aus anderen, ähnlich strukturierten Landschaften überprüft werden (vgl. auch *S. araneus*, C. I. 2. b.).

Auffällig ist auch die Stichprobe aus dem östlichen Wiehengebirge (Abb. 12, Wo). Ihr Mittelwert für die Farbdichte liegt in relativ weiten Vertrauensgrenzen. Bei dieser Population ist in der Farbsättigung eine große Variation zu verzeichnen. Ohne auf eine Klärung eingehen zu können, weil dafür zusätzliche Fänge, Messungen und Beobachtungen notwendig sind, sei angemerkt, daß in diesem Gebiet *A. sylvaticus* mit *A. tauricus* sympatrisch vorkommt. Die Gelbhalsmaus lebt hier an der Nordwestgrenze ihres Verbreitungsgebietes auf dem Kontinent. Eine Untersuchung, ob in diesem Lebensraum zwischen den beiden „Zwillingsarten“ Beziehungen bestehen, wie sie für andere Gegenden vermutet werden (BOTSCHAFTER 1963; AMTMANN 1965) ist geplant.

Bei *A. sylvaticus* herrscht nach den mitgeteilten Ergebnissen eine geringe intrapopuläre Farbvariabilität (kein Sexual- und kein Saisondimorphismus, keine signifikanten Färbungsunterschiede zwischen den Altersklassen).

Dagegen ist die Farbverschiedenheit zwischen den Populationen beträchtlich. Die Farbausprägung, besonders die Farbhelligkeit, stellt sich dar in einer kinalen Progression, der klimatische Einflüsse zugrunde liegen können. Um zu prüfen, ob eine solche Abhängigkeit vorliegt, müssen zunächst das Klima des Untersuchungsgebietes und die mikroklimatischen Verhältnisse der Biotope näher analysiert werden. Dieses soll in den folgenden Kapiteln geschehen.

D. Klimacharakteristik des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet wird in vier Klimabezirke eingeteilt (KA-N): Niedersächsische Nordseeküste, Niedersächsisches Flachland, Ems-Hunte-Gebiet und Unteres Weserbergland. Ihre wesentlichen Merkmale werden in den folgenden Abschnitten geschildert.

I. Makroklimatische Erscheinungen

Die küstennahe Lage prägt das Klima dieser Landschaft. Die Einflüsse der maritimen Luftmassen, die von Westen und Nordwesten in das Gebiet einströmen, wirken sich im Küstenbereich, aber auch, stetig abnehmend, noch im Binnenland aus. In diesem Raum ist der Gegensatz Küste-Binnenland klimabestimmend. Das zeigt sich auffällig in den Faktoren Temperatur, relative Feuchte und Niederschlag.

1. Temperatur

Kennzeichnend sind die milden Winter und die kühlen Sommer. Die Temperaturschwankungen sind in den an der Küste gelegenen Regionen gering. Sie nehmen von der Nordseeküste bzw. von Westen zum Binnenland hin zu. Die Monatsmittel der Juli- und Augusttemperatur liegen binnenwärts höher als an der Küste; umgekehrt verhält es sich mit den Monatsmitteln der Monate Dezember und Januar. Das Jahresmittel der Lufttemperatur gibt über die Temperaturverhältnisse der Bezirke keinen hinreichenden Aufschluß, da die kühlen Sommer und milden Winter im küstennahen nordwestdeutschen Flachland denselben Jahresdurchschnitt der Lufttemperatur ergeben wie die kälteren Winter und wärmeren Sommer im küstenfernen Südoften des Landes.

Die Isothermen sind wenig gestört, da die geringen orographischen Strukturen des Flachlandes keinen durchgreifenden Einfluß besitzen. Erst an der Stufe der Mittelgebirge beginnen sich die Verhältnisse zu ändern. Nun bestimmt die Höhenlage des Ortes das Klima. Einen standortgebundenen Temperaturgang registriert man auch in Tal-, Mulden- und Beckenlagen, die besonders berücksichtigt werden müssen.

2. Relative Feuchte

Die vom Meer mit Wasserdampf beladenen Luftmassen bringen dem küstennahen Land eine hohe relative Feuchte mit einem Jahresmittel bis zu 86% (Jever/Ostfriesland, KDR). Sie sinkt zum Landesinneren hin ab, und die Schwankungen nehmen parallel mit den Temperaturschwankungen zu, da die relative Feuchte temperaturabhängig ist. Das Sättigungsdefizit ist in Küstennähe selbst in den Mittagsstunden der Sommermonate auffällig geringer als an Standorten des Binnenlandes, bedingt durch die kleinere Temperaturamplitude und den recht hohen Dampfdruck in Meernähe (KDR). Das Verhalten des Sättigungsdefizits, seine Höhe und seine Schwankungen geben einen wichtigen Hinweis darauf, wie groß der maritime bzw. der kontinentale Einfluß in einem Gebiet ist. Das Sättigungsdefizit ist ein „feinfühligere Indikator für die Ozeanferne“ (BLÜTHGEN 1966).

3. Niederschlag

Ein wichtiger Klimafaktor in dieser Region ist der Niederschlag, bestimmt er doch wirkungsvoll die Feuchtigkeitsverhältnisse in den Biotopen. Bedeutsam ist, daß der größte Bereich des westlichen und nördlichen Teils des norddeutschen Flachlandes während der Sommermonate (Juni bis August) ein vergleichsweise geringes klimatologisches Niederschlagsdefizit aufweist (aus BLÜTHGEN 1966, nach MOHRMANN und KESSLER 1959). Das heißt, daß die Differenz von gefallenem Niederschlag und Evaporation in diesem Raum geringer ist als in den Gebieten des binnenwärts gelegenen Flachlandes.

Wenig landeinwärts wird durch den auftretenden „Küstenstau“ ein hoher Niederschlag (700 bis 800 mm im Jahresdurchschnitt) gemessen. Liegen in dem Bereich Geestrücken, so rufen diese einen örtlichen Anstieg der Niederschläge hervor. Im Niedersächsischen Flachland und im Ems-Hunte-Gebiet bringen bereits die oft nur flachen Geesthügel eine höhere Niederschlagssumme. Auf Grund dieser Erscheinungen ist die Niederschlagsverteilung im Flachland unregelmäßig. Kleinmaßstäbliche Niederschlagskarten würden die Verhältnisse nur unvollständig wiedergeben. Große Maßstäbe und möglichst zahlreiche Tabellenwerte sind daher für Korrelationsberechnungen unbedingt erforderlich.

Die im Süden das Flachland begrenzenden Mittelgebirgsketten bilden schließlich einen merkbaren Stau für die Luftmassen, so daß die Niederschlagsneigung zunimmt. Es müssen jedoch graduelle Unterschiede beachtet werden, die durch Luv- und Leeseitenwirkung und durch stark wechselndes Relief entstehen.

II. Mikroklimatische Erscheinungen

Die Meeresnähe, ein der Oberfläche naher Grundwasserspiegel und der hohe Niederschlag lassen ausgedehnte anmoorige Flächen, zahlreiche Nieder- und weiträumige Hochmoore entstehen. Da in diesen Biotopen Soriciden eine hohe Populationsdichte erreichen, stammt eine große Zahl der bearbeiteten Waldspitzmäuse aus diesen Lebensräumen. Die Tiere unterliegen dem hier herrschenden Mikroklima, das einer besonderen Beachtung bedarf und beschrieben werden soll.

1. In den Hochmooren sind die Temperaturregengänge größer als auf den umliegenden Marsch- und Geestflächen. Die Wintertemperaturen liegen niedriger, die Früh- und Spätfröste sind häufiger. In dem im Westen landeinwärts gelegenen Bourtangener- und Heseper-Moor wurden durchschnittlich 20 Frosttage mehr als auf den benachbarten Geestgebieten beobachtet; Frostgefahr besteht 5 cm über dem Erdboden von Ende August bis Mitte Juni (mittlere Dauer der frostfreien Zeit 151 Tage in 2 m Höhe, HGD). In den Hochmooren, die näher an der Küste liegen (ostfriesische Zentralmoore), sind die Temperaturamplituden etwas geringer. Auch fällt mehr Niederschlag und die relative Feuchte ist höher. Die beiden großen Hochmoorkomplexe unterscheiden sich also in der Intensität ihrer geländeklimatischen Faktoren.

2. In den Niedermoorgebieten sorgt der anstehende Grundwasserspiegel fast das ganze Jahr hindurch dafür, daß der Boden mit Wasser durchtränkt ist. Dieser leitet die Wärme besser als die Hochmoortorflager, deren Hohlräume mit Luft erfüllt sind. Durch das fast gleichbleibende Wasserangebot ist die relative Feuchte über dem Niedermoorboden stets hoch (BERG 1947). Die Verdunstung ist um so höher, je größer der Unterschied zwischen der maximal möglichen und der augenblicklich existierenden Wasserdampfmenge ist. Hierbei ist nicht das Verhältnis der beiden Größen ausschlaggebend (= relative Feuchte), sondern die Differenz, das Sättigungsdefizit (SCHERHAG 1960).

3. Auf einer Niedermoor- und einer Hochmoorfläche, die 2,5 km voneinander entfernt liegen und daher demselben Geländeklima angehören, führte ich im Sommer und Herbst 1968 Messungen mit geeichten Thermohygrographen und Maxima-Minima-Thermometern durch. Die Thermohygrographen verglich ich zweimal wöchentlich mit einem Abmannschen Aspirationspsychrometer. Die Geräte standen abgedeckt in der Vegetation der Flächen (Niedermoor: Steifseggenried, Hochmoor: *Erica-Molinia*-Bestände).

Nach den Temperatur- und Feuchte-Werten von 14.00 Uhr (Tagesmaximum der Lufttemperatur, BLÜTHGEN 1966) berechnete ich für jeden Tag das Mittagssättigungsdefizit. Aus den Kurvenbildern (Abb. 14 u. 15) ist deutlich zu entnehmen, daß im Hochmoor das Sättigungsdefizit größer ist und stärkeren Schwankungen unterliegt als im Niedermoor, besonders ausgeprägt in den Monaten Juni und Juli, weniger markant im Oktober und November.

4. Ein in kleinen Feldgehölzen der norddeutschen Tiefebene stockender Waldtyp ist der Stieleichen-Birkenwald (*Quercus robur-Betuletum*, TÜXEN 1930), in dem ich häufig Waldmäuse erbeuten konnte. Obgleich ich für die Messungen eine Waldfläche der feuchten Sub-

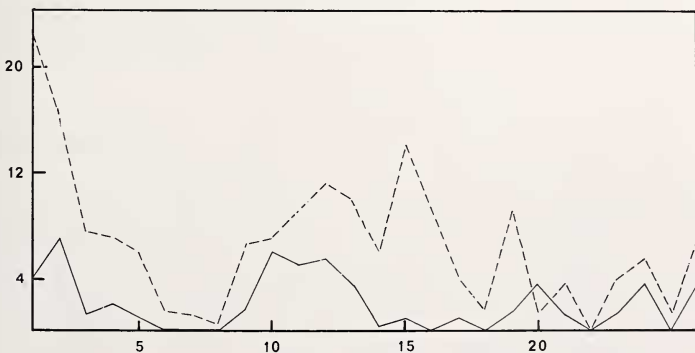


Abb. 14. Sättigungsdefizit (14 Uhr) — gezogene Linie: Niedermoor, unterbrochene Linie: Hochmoor, Abszisse: Tage (12. 6. bis 7. 7.), Ordinate: Sättigungsdefizit in Torr

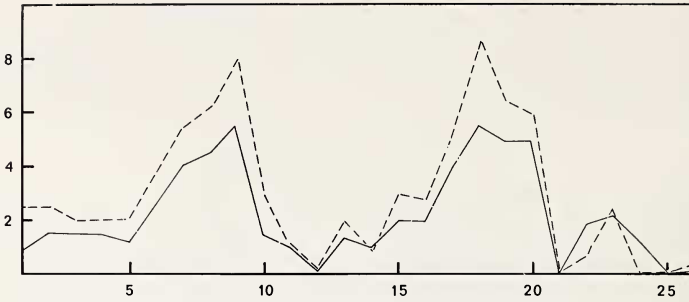


Abb. 15. Sättigungsdefizit (14 Uhr) — gezogene Linie: Niedermoor, unterbrochene Linie: Hochmoor, Abszisse: Tage (14. 10. bis 7. 11.), Ordinate: Sättigungsdefizit in Torr

assoziation molinietosum auswählte, sind die Amplituden des Sättigungsdefizits höher als in dem 3 km entfernten Niedermoor (Abb. 16). Die im Erdboden vorhandene Feuchtigkeit reichte bei starker Einstrahlung nicht aus, das Sättigungsdefizit gering zu halten.

5. GEIGER (1961) bringt einen tabellarischen Vergleich, der auf Angaben beruht, die von BADEN und EGGELSMANN im Königsmoor bei Lüneburg gewonnen wurden. Die im Hochmoor erhaltenen Werte werden mit solchen von Dauerweiden (40jährige Kultivierung) verglichen. Die mittleren Temperaturmaxima (14.00 Uhr) der Monate Mai, Juni und Juli des Hochmoores liegen deutlich über denen der Weide. Die monatliche mittlere relative Feuchte brachte folgende Werte:

	Hochmoor	Weide
Mai	65 %	79 %
Juni	63 %	77 %
Juli	71 %	84 %

Die Luft über dem Hochmoortorf war trockener als über der Weide, obgleich das Moor 80 bis 90 % Vol. Bodenwasser enthielt. Die Grünfläche verdunstete mehr Wasser. (Weitere Daten bringt GEIGER für einzelne Vegetationstypen und für unterschiedliche orographische Erscheinungen.)

Die mikroklimatischen Gegebenheiten müssen bei der Analyse der Ökologie von Kleinsäugetierpopulationen große Berücksichtigung finden, da diese Tiere nur relativ kleine Aktionsräume haben und daher den klimatischen Komponenten des engen Bezirkes längere Zeit stetig ausgesetzt sind. Ihr Lebensraum ist die Krautschicht und die „Grundschicht des Bodens“ (aus GEIGER 1961, nach LEHMANN). In diesem Bereich (bis zu einem Meter Tiefe) machen sich die Einflüsse des Standortklimas noch bemerkbar.

E. Korrelationen

Die in den ersten Kapiteln (C. I. u. C. II.) mitgeteilte Fellfärbungsvariabilität von *S. araneus* und *A. sylvaticus* soll auf ihre Klimaabhängigkeit überprüft werden. Einer experimentellen Kontrolle, die eine ursächliche Begründung gestatten würde, stehen zahlreiche Schwierigkeiten entgegen. Statt dessen werden Korrelationsberechnungen durchgeführt. Durch sie er-

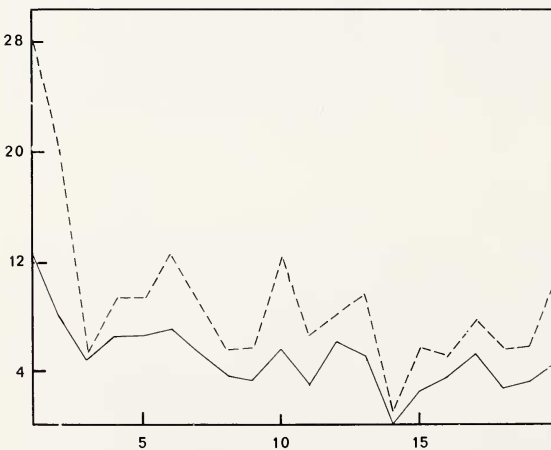


Abb. 16. Sättigungsdefizit (14 Uhr) — gezogene Linie: Niedermoor, unterbrochene Linie: Stieleichen-Birkenwald, Abszisse: Tage (22. 4. bis 9. 5.), Ordinate: Sättigungsdefizit in Torr

Tabelle 2

Sorex araneus (Wintertiere)

Meßgröße	Korrelationskoeffizient	
	Y	pe
Klimafaktor		
Mittlere Niederschlagssumme im hydrologischen Winterhalbjahr	-0,9981***	-0,5029
Mittlere Niederschlagssumme im September	0,1795	0,0329
Mittlere Niederschlagssumme im Oktober	0,3115	0,1425
Mittlere Jahresschwankung der Lufttemperatur	0,1363	-0,2520
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im August	0,6774	-0,1231
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im September	0,9314*	0,9916***
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im Oktober	0,9002*	0,9714***
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im November	0,9099*	0,5568
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im Dezember	0,1848	-0,0216
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im Januar	0,5646	-0,0371
* = Hinweis		
** P < 0,05		
*** P < 0,01		

hält man eine Aussage darüber, ob ein Zusammenhang zwischen dem Verhalten des Klimafaktors und der Veränderlichkeit der Fellfärbung wahrscheinlich ist.

1. Für die Korrelationsberechnungen mußte ich das Waldspitzmausmaterial in Sommer- und Winterfänge aufgliedern, da zwischen den Saisonkleidern ein signifikanter Unterschied besteht (C. I. 1.). Aus diesem Grund wurden bis auf die Jahresschwankung der Lufttemperatur Jahresmittelwerte verworfen. Auch die mittlere relative Feuchte konnte ich nicht als Korrelationsfaktor benutzen; denn meine *Sorex*-Stichproben stammen aus Mooregebieten, die einen eigenen, von der nicht moorigen Umgebung unabhängigen Gang der relativen Feuchte haben (D. II. 3.). Deshalb ist es unangebracht, die Feuchtigkeitsverhältnisse begrenzter Moor-komplexe nach dem Verlauf von Isohumiden zu beurteilen. Ich versuchte daher, die Fanggebiete der Soriciden mit Hilfe topographischer Angaben und pflanzensoziologischer Bestimmung nach ihrem Feuchtigkeitsgrad zu ordnen (Abb. 17).

Eine weitere Möglichkeit für die Darstellung der Feuchtigkeitsverhältnisse scheint mir die mittlere Niederschlagsmenge des hydrologischen Winterhalbjahres (Monate November bis

Tabelle 3

Sorex araneus (Sommertiere)

Meßgröße	Korrelationskoeffizient	
	Y	pe
Klimafaktor		
Mittlere Niederschlagssumme im hydrologischen Winterhalbjahr	-0,5481	-0,0745
Mittlere Niederschlagssumme im März	-0,5706	-0,0452
Mittlere Niederschlagssumme im April	-0,9893***	-0,6473
Mittlere Niederschlagssumme im Juli	-0,5833	-0,0315
Mittlere Niederschlagssumme im August	-0,5613	-0,1098
Mittlere Jahresschwankung der Lufttemperatur	0,8146*	0,6039
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im April	0,5401	0,9759***
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im Juli	-0,0116	-0,1540
* = Hinweis		
** P < 0,05		
*** P < 0,01		

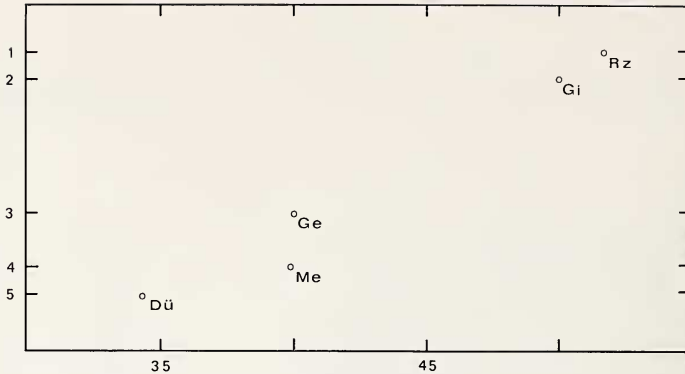


Abb. 17. *Sorex araneus* — Abszisse: Leuchtdichte, Ordinate: Feuchtigkeitsstufen

1. Feuchtigkeitsstufe: Eichen-Erlen-Eschenwald (*Pruno-Fraxinetum*, Variante *Quercus robur*)
 2. Feuchtigkeitsstufe: 1,8 ha großes, mesotrophes Gehängemoor, 590—607 m ü. N.N., am Rande einer Gebirgswiese
 3. Feuchtigkeitsstufe: Niedermoor des Binnenlandes, Steifseggenried (*Caricetum elatae*)
 4. Feuchtigkeitsstufe: meernahes Hochmoor, Glockenheidegesellschaft (*Ericetum tetralicis*) mit eingestreuter Schnabelried-Schlenken-Gesellschaft (*Rhynchosporietum albae*)
 5. Feuchtigkeitsstufe: Schilfröhricht des Sees (*Scirpo-Phragmitetum*) und Schwaden-Röhricht (*Glycerietum maximae*)
- 1., 3., 4. und 5. Fläche: nach ELLENBERG 1963; KNAPP 1958 — 2. Fläche: nach BUDE 1929, aus RUNGE 1958.

April) zu sein. In diesen Monaten ist wegen der niedrigen Temperaturen die Verdunstungsmenge unbedeutend. Daher wird in Bereichen mit einer hohen mittleren Niederschlagsmenge der Grundwasserspiegel kräftig ansteigen. Eine starke Durchwässerung des Bodens tritt ein. Dort also, wo die Niederschläge während der kühlen Jahreszeit bedeutend sind, wird die Feuchtigkeit in den Biotopen besonders groß sein.

2. Bei den Korrelationsberechnungen für die *A. sylvaticus*-Populationen mußten andere Gesichtspunkte gelten. Ein Saisondimorphismus in der Fellfarbe ist nicht nachweisbar. Haarungsabläufe sind in fast allen Monaten des Jahres zu beobachten (C. II. 1. c.). Die Populationsstichproben sammelte ich in sehr verschiedenen Biotopen, und der Aktionsradius der Waldmaus ist relativ groß (♂♂ : 2,6 ha; ♀♀ : 0,08 ha; BROWN 1969). Aus diesen Gründen

Tabelle 4

Apodemus sylvaticus

Meßgröße	Korrelationskoeffizient	
	Y	pe
Klimafaktor		
Mittlere Niederschlagssumme im Jahr	-0,4183*	-0,0713
Mittlere Niederschlagssumme im hydrologischen Winterhalbjahr	0,1848	-0,2173
Mittlere Niederschlagssumme im August	-0,6908***	-0,2530
Mittlere relative Feuchte	-0,8565**	-0,9804***
Mittlere Jahresschwankung der Lufttemperatur	0,8648***	0,7857***
Jahresmittel der Lufttemperatur	0,5097*	0,9329***
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im Juli	0,4181*	0,5558**
Mittlere wirkliche Lufttemperatur im Januar	0,1018	0,8846***

* P = Hinweis
 ** P = < 0,05
 *** P = < 0,01

wählte ich Jahresmittelwerte und die Monatsmittel, die den Jahresgang der Klimafaktoren kennzeichnen. Das Hinzuziehen der relativen Feuchte schien hier angebracht.

3. Die Faktoren globale Himmelsstrahlung, Sonnenscheindauer, UV-Strahlung und Tageslänge konnte ich wegen der Verhaltensweisen der beiden Kleinsäugetierarten unberücksichtigt lassen. Die Waldmaus ist ein ausgesprochenes Nachttier. Sie beginnt erst nach Eintritt der Dunkelheit aktiv zu werden (OSTERMANN 1956; ZOLLHAUSER 1958; KIKKAWA 1964). — *S. araneus* bewegt sich hauptsächlich im Erdboden oder in der Krautschicht. Die Hauptaktivitätsphasen liegen nach Eintritt der Dämmerung und vor Sonnenaufgang (CROWCROFT 1954; JÁNSKÝ und HANÁK 1960).

4. Ich berechnete 52 Korrelationen (Tabelle 2, 3 u. 4) zwischen den Klimafaktoren und der Helligkeit bzw. der Farbsättigung. 13 Korrelationskoeffizienten erreichten Signifikanz bei der angegebenen Irrtumswahrscheinlichkeit. Nur bei ihnen darf angenommen werden, daß zwischen den zwei beteiligten Merkmalen (Klimafaktor — Farbmeßgröße) eine Abhängigkeit vorhanden ist. Liegt der Wert des Koeffizienten in der Nähe der Signifikanzschwelle ($P = 5\%$), so ist dieses als „Hinweis“ in den Tabellen eingetragen. Hier jedoch ist die Beziehungsintensität der Merkmale für eine Schlussfolgerung zu gering.

Die signifikanten Daten werden in den nächsten Kapiteln ausgewertet und diskutiert.

F. Diskussion

I. Fellfärbung und Jahreszeitenklima

1. Signifikante Korrelationen treten bei den *S. araneus*-Populationen (Tabelle 2 u. 3) gegenüber denen von *A. sylvaticus* (Tabelle 4) selten auf. Die wenigen signifikanten Werte liegen für die Wintertiere im September und Oktober, für die Sommertiere im April. Der Januar, der Juli oder der August mit ihren klimatischen Erscheinungen bringen also keine Andeutungen einer Abhängigkeit.

Nun sind in den Monaten September, Oktober, November sowie März, April und Mai im *S. araneus*-Organismus besondere physiologische Abläufe festzustellen. Das Volumen der Schädelkapsel („Dehnelsches Phänomen“) und das Körpergewicht der Tiere verändern sich („Winterdepression“) (DEHNEL 1949; SCHUBARTH 1958; SHILLITO 1953). Parallel hierzu findet im nordwestdeutschen Raum der Haarwechsel statt. Der gleiche Zeitraum der Frühjahrs- bzw. Herbsthaarung kann für andere Gebiete aus Literaturangaben entnommen oder aus Angaben über eine kräftige, kurzzeitige Körpergewichtsveränderung ersehen werden (STEIN 1938, 1954; BOROWSKI 1958; SCHUBARTH 1958; RÖBEN 1969). Gerade in diesen Zeitabschnitten, in denen sich bemerkenswerte Umwandlungen der Proportionsverhältnisse und der Integumentstrukturen vollziehen, ergeben sich die signifikanten Korrelationen zwischen klimatischen Faktoren und der Fellfärbung.

Danach kann vermutet werden, daß bei *S. araneus* das Standortklima zu diesen Jahreszeiten auf die Haarfarbe einen Einfluß ausübt. Die Haarungszeit muß als eine sensible Phase angesehen werden, in der Temperatur und Milieufeuchtigkeit mitbestimmend sind für die Intensität der Melaninablagerung in den Haaren. Diese Folgerung widerspricht nicht der genetischen Verankerung der Fellfärbung. Die Beziehungen müssen also wie folgt gesehen werden: Das Mikroklima läßt einen Ökotyp entstehen; der größte Teil der vorhandenen Genotypen hat einen positiven Selektionswert. Innerhalb der Variationsbreite ist eine individuelle Farbvariabilität möglich, die dem Einfluß der Witterung während der Haarungszeit unterliegt.

2. Bei *A. sylvaticus* ergeben Farbdichte und Leuchtdichte signifikante Korrelationen mit anderen klimatischen Faktoren als bei *S. araneus*. Jahresmittelwerte und den Jahresgang kennzeichnende Monatsmittel treten in einer hohen Beziehungswahrscheinlichkeit auf. Da die Waldmaus keinen jahreszeitlichen Haarwechsel durchführt, enthielten die Stichproben Tiere, die in verschiedenen Jahreszeiten ihr Haarkleid gewechselt hatten. Auf Grund der beiden Gegebenheiten, signifikante Korrelationen mit

Jahresmittelwerten bzw. das Jahresklima charakterisierenden Monatsmitteln und saisonal unabhängige Haarung, kann angenommen werden, daß auch bei *A. sylvaticus* eine *Einflußnahme der klimatischen Faktoren während des Haarwechsels vorliegt*.

II. Melanineinlagerung und Mikroklima

1. In der Diskussion über die Ursachen der Farbausbildung bei Vögeln und Säugern wurden aus dem Faktorengefüge der Umwelt stets Temperatur und Luftfeuchtigkeit als mitverantwortlich vermutet (RENSCH 1929; ZIMMERMANN 1949). Dabei wurden entweder für die Intensivierung der Phäomelanineinlagerung eine höhere Temperatur und eine stärkere Luftfeuchtigkeit angenommen oder die Fellverdunklung, die Einlagerung von Eumelanin, mit der Luftfeuchtigkeit in Beziehung gebracht.

Werden daraufhin die signifikanten Korrelationen der drei Tabellen (2, 3 u. 4) getrennt für die Leuchtdichte Y und die Farbsättigung pe analysiert, so ergibt sich, daß vier der fünf signifikanten Leuchtdichtekoeffizienten mit hydroklimatischen Faktoren korrelieren, von den acht der Farbdichte sieben mit thermoklimatischen. Dieses Ergebnis macht wahrscheinlich, daß *im Untersuchungsgebiet die Helligkeit nur von der Luftfeuchtigkeit des Mikroklimas abhängig ist und die Temperatur allein die Farbsättigung beeinflusst*. Die hohe signifikante Korrelation von pe zur relativen Feuchte (Tabelle 4) muß hier dahingehend interpretiert werden, daß Temperatur und relative Feuchte im norddeutschen Flachland während der warmen Jahreszeit mit entgegengesetzten Gradienten verlaufen.

2a. In Abb. 17 setzte ich die Leuchtdichte der Winterstichproben von *S. araneus* zu den Feuchtigkeitsverhältnissen des jeweiligen Fangortes in Beziehung. Die Intensität der Biotopfeuchte wird durch pflanzensoziologische Angaben ausgedrückt.

Es ist zu erkennen, daß mit steigender Feuchtigkeit die Leuchtdichtewerte abnehmen. Bezeichnenderweise ist die meernahe Hochmoorpopulation (vgl. D. II. 1.) der Niedermoorpopulation des Binnenlandes sehr ähnlich. Eine klinale Y -Verteilung ist also für *S. araneus* nicht zu finden. Offenbar bildet ein in seiner Ausprägungsstärke von der Umwelt beeinflusstes Merkmal dann keine Kline, wenn der Aktionsradius der Art auf einen kleinen Raum beschränkt ist, und so die Bedingungen der einzelnen heterogenen Lokalitäten stärker selektionierend zur Wirkung kommen können.

Ein Beispiel hierfür sind die beiden von v. LEHMANN (1966) beschriebenen farblich sehr unterschiedlichen *S. araneus*-Populationen aus dem Hohen Venn (Eifel) und dem Elmpter Schwalmbruch (Kr. Erkelenz). Die Helligkeitsunterschiede der beiden Sommerpopulationen (Hohes-Venn-Population hell, Elmpter-Bruch-Population fast schwarz) waren derart deutlich, daß v. LEHMANN die Bruchpopulation als *subspecies nova* (*S. a. hülleri*) aufführte. Wahrscheinlich wäre es richtiger gewesen, der Hohen-Venn-Population den neuen Subspeciesnamen zu verleihen, da die Subspezies *araneus*, die geographische Rasse der norddeutschen Tiefebene, vornehmlich die schwarzbraune Schabracke aufweist. Auf Grund der Untersuchungen von REINIG (1937) spricht v. LEHMANN die Vermutung aus, daß nicht klimatische, sondern chemische Faktoren möglicherweise eine Rolle spielen (z. B. Gase des eutrophen Bruchmoores).

Diese Annahme wird durch den Befund widerlegt, daß im eutrophen Niedermoor (Ge) die Tiere ebenso dunkel sind wie im dystrophen Hochmoor (Me), die chemischen Verhältnisse der beiden Moortypen aber sehr wohl unterschiedlich sind. Die klimatischen Bedingungen des Hohen Venns (560 bis 700 m ü. N. N.) werden sehr viel extremer sein als die im Bruchgebiet des Flachlandes (64 m ü. N. N.). Trotz der angeführten hohen Jahresniederschläge wird das Sättigungsdefizit im Hochmoor des Hohen Venns wesentlich stärkeren Schwankungen unterliegen als im Bruchmoor. So ergaben meine Messungen im Sauerland (Giller Berg, Hangmoor, Rothaargebirge) vom 8. bis 13. April ein mittleres Tagesmaximum der Temperatur von 9° C, ein

mittleres Tagesminimum von $-8,6^{\circ}$ C, ein mittleres tägliches Maximum der relativen Feuchte von 96,4 % und ein mittleres tägliches Minimum von 42 %. Gemessen wurde in 10 cm Höhe über dem Torflager.

Es müssen noch mehr Populationen des Mittelgebirges verglichen werden, um Aussagen darüber anstellen zu können, ob die extremen klimatischen Bedingungen in den hochgelegenen Demotopen eine geringere Melanineinlagerung verursachen. Die starke Schwankung der Temperatur und der relativen Feuchte in Erdbodennähe lassen dieses möglich erscheinen.

b. Bei einigen Populationen kann man die Stichprobenmittelwerte für die Helligkeit und die Farbsättigung (Abb. 3 u. 4) mit Hilfe des Mikroklimas der Demotope erläutern: Die sehr dunkle Waldspitzmauspopulation (Sommertiere) des Heseper Moores (He) lebt in einem Gebiet höheren Niederschlages als die des Dümmergebietes (Dü) und des Oppenweher Moores (Op). Jedoch sind die beiden Hochmoorpopulationen (He u. Op) im Frühjahr temperaturmäßig weniger begünstigt und liegen demzufolge in ihren Farbdichtewerten niedriger als die Uferpopulation des Sees.

c. Die verstärkte Einlagerung von Eumelaninen und die geringe Bildung von Phäomelaninen im kühlen und feuchten Küstenklima veranschaulichen die *S. araneus*-Tiere des Meerhusener Moores, besonders im Vergleich mit Bälgen der Ravensberger Mulde. Um zu klären, ob ähnliche Verhältnisse im ostdeutschen Raum zu finden sind, wäre es notwendig, zu wissen, wie die Populationen der Ostseeküstengebiete gefärbt sind. Es kann nur gesagt werden, daß die *S. araneus*-Stichprobe von der Insel Rügen (Sa) dunkler ist als diejenige des Thüringer Beckens (Gr).

d. Bei einer Durchsicht der von ZALESKY (1948) vorgenommenen Rassenanalyse der Waldspitzmaus findet man häufig in den verschiedenen Rassen ein ähnliches Bild. Aus Gebieten mit starken Niederschlägen oder aus Sumpflandschaften werden wiederholt dunkle Tiere beschrieben: *S. a. bergensis*: Schabracke schwärzlich; *S. a. uralensis*: Stücke von Archangelsk und vom See Katromskoje, bedeutend dunklere Seitenzonen; *S. a. castaneus*: auf den Inseln Gigha und Jura (Schottland), typische *araneus*-Tiere des Festlandes, also dunkle Exemplare; *S. a. pulcher*: aus einem Sumpfbereich bei Amsterdam, mit schwärzlicher Schabracke, sehr ähnlich denen von Wesermünde, also sehr dunkel; *S. a. grantii*: Insel Isly (Hebriden), tief schwarzbraun; *S. a. tetragonurus*: Donaodelta, Sumpfbereich, schwärzlich, schieferfarben, ebenso in den Kamunske-Alpen (900–1000 m Höhe), keine Schabracke, jedoch so dunkler Rücken wie bei *araneus* im Rassenzentrum; *S. a. csikii*: sumpfige Gegend von Komitats, auffallend dunkel, braunschwarz, im Sumpfbereich des Neusiedler Sees etwas dunkler als *csikii*.

Es ist deutlich zu erkennen, daß die einzelnen *S. araneus*-Rassen in den verschiedenen Klimazonen dann eine Verdunklung aufweisen, wenn eine hohe stetige Luftfeuchtigkeit im Biotop, daß heißt ein gleichbleibend geringes Sättigungsdefizit, herrscht.

3. Ähnlich wie bei den *S. araneus*-Populationen führt die Betrachtung der *A. sylvaticus*-Serien zu dem Schluß, daß die Verdunklung des Felles durch die Feuchtigkeit, die Farbsättigung durch die Wärme gefördert werden.

a. So hebt sich durch ihre geringen Werte besonders die Bourtanger-Moor-Population heraus (Bo, Abb. 9 u. 12), die in einem Gebiet mit niedrigen Temperaturen und hohem Niederschlag lebt (vgl. D. II. 1.). Bemerkenswert ist der große Mittelwertunterschied zwischen dieser Hochmoorpopulation und der des Heseper Moores (Abb. 12, Bo u. He). Ein Teil der Stichprobentiere (He) stammt von Ackerflächen, die unmittelbar neben dem großen Hochmoorkomplex liegen und vor ca. 10 Jahren aus diesem kultiviert wurden. Mikroklimatisch sind diese Kulturflächen wärmer als die Hochmoortorflager (GEIGER 1961). So besteht die Möglichkeit, daß durch den Wechsel des Mikroklimas die ansässige Hochmoorpopulation eine „Veränderung“ zur stärkeren Farbsättigung durchgemacht hat oder von entfernteren Waldmausdemotopen Tiere

in die Kulturfläche eingewandert sind und sich mit der Hochmoorpopulation vermischen haben.

b. Die besondere Stellung der *A. sylvaticus*-Population (Rz) in der Ravensberger Mulde wurde oben beschrieben (C. II. 2. d.). Die geringe Farbsättigung kann mit dem bereits kontinentale Züge aufweisenden Muldenklima in Zusammenhang gebracht werden, so daß hier die Populationen anderen Temperaturverhältnissen unterliegen als an den Mittelgebirgshängen. Die Waldmausisolate erhalten dadurch ihre graugetönte Farbausprägung.

c. Daß die Eumelanineinlagerung bei *A. sylvaticus* in feuchten Klimaten gesteigert ist, kann man auch den Variabilitätsbeschreibungen von BARRETT-HAMILTON (1900) für *Mus sylvaticus intermedius*, Synonym für *Apodemus s. sylvaticus* (MILLER 1912, ELLERMANN-MORRISON-SCOTT 1951) entnehmen. Er berichtet über dunkle Tiere sowohl von den Hebriden (Lewis und Eisken) und der Westseite Irlands als auch von Oporto/Portugal. Wegen der sehr dunklen Typen in den Populationen sowie weiterer besonderer Merkmale wurden für die Hebriden zwölf Subspezies der Art *A. sylvaticus* aufgestellt (BERRY 1970, nach MATTHEWS 1952).

Die gleiche Verdunklungserscheinung beobachtete NEUHÄUSER (1936, aus ZIMMERMANN 1956) bei der Waldmaus im Ostpontus. In der sich hier vom Tiefland bis in das Gebirge erstreckenden Feuchtigkeitszone leben dunkle Tiere. Die genannten Regionen, aus denen dunkle *A. sylvaticus*-Tiere gemeldet werden, zeichnen sich durch hohe Jahresniederschläge aus.

Die obigen Ausführungen zeigen, daß *S. araneus* und *A. sylvaticus* in Lebensräumen, in denen vergleichsweise niedrige Temperaturen herrschen, Haarkleider mit einer geringen Farbsättigung tragen. Sobald eine hohe Feuchtigkeit das Mikroklima der Demotope maßgeblich beeinflusst, ist der Anteil verdüsterter Tiere in den Populationen beider Arten besonders groß.

Auch AMTMANN (1963) fand bei seinen Untersuchungen über das Riesenhörchen *Protoxerus stangeri* aus Westafrika, daß die Feuchtigkeitsfaktoren für die Farbhelligkeit der Felle bestimmend sind (vgl. auch EISENTRAUT 1957).

Die Beziehung zwischen der Leuchtdichte und der Feuchtigkeit wird in der norddeutschen Tiefebene besonders auffällig, weil Meßgröße und Klimafaktor in diesem Gebiet ein gleichsinniges Verhalten aufweisen.

III. Klinele Leuchtdichtevariation und Landschaftsklima

Wie oben dargelegt (C. II. 2. b.) findet man in den Waldmauspopulationen des nordwestdeutschen Flachlandes einen Helligkeitsgradienten. Derartige „character-gradients“ nannte HUXLEY (1942) „clines“, die häufig dort auftreten, wo polymorphe Populationen über ein größeres Gebiet kontinuierlich verbreitet und unterschiedlichen ökologischen Bedingungen ausgesetzt sind. Die Kline verläuft in Abb. 10 senkrecht zu den Begrenzungslinien (= Isophänen) der Helligkeitszonen. Der ausgeglichene linienartige Verlauf der Isophänen ist theoretisch. In der Natur sind solche strengen Abgrenzungen nicht vorhanden, weil zwischen den benachbarten Populationen ein Genfluß herrscht, der in Richtung einer Merkmalsgleichheit aller Individuen zielt. Zum anderen ist das Mosaik der Biotope in der Gebietsfläche nicht derart abgestuft verteilt, die ökologischen Gegebenheiten wirken selektionierend, und dieses verhindert eine Merkmalsgleichheit aller Populationen. So sind der Genfluß und die Selektion die widerstreitenden Kräfte, die zu einer klinealen Verteilung der Merkmale führen (MAYR 1967).

Daher kann dort ein Merkmalsgradient entstehen, wo das Merkmal von einem Umweltfaktor beeinflusst wird, der in dem Gebiet seinerseits einen Gradienten bildet. Es muß also zwischen dem Verlauf der Isophänen und dem der Isolinen

eine Ähnlichkeit vorliegen, die zwei Klimakarten des Untersuchungsgebietes aufweisen: diejenige der mittleren Niederschlagssumme im Monat August sowie jene der mittleren Schwankung der Lufttemperatur im Jahr. Ob die letzte trotz ihrer Wichtigkeit in der Klimatologie eine große Aussagekraft bei der Klärung der Glogerschen Regel hat, ist fragwürdig. Die Korrelation Faktor — Merkmal bringt zwar sowohl für Y als auch für pe einen signifikanten Wert (Tabelle 4), aber von den Schwankungen der Lufttemperatur hängen die Schwankungen der relativen Feuchte ab. So kann sich die Feuchteschwankung als möglicher Selektionsfaktor hinter der Temperaturschwankung verbergen.

Zieht man daraufhin die Karte der mittleren relativen Feuchte zum Vergleich heran, so wird bei dem Eintragen von Stationswerten bald offensichtlich, daß sie die Feuchteverhältnisse im Untersuchungsgebiet nur grob wiedergibt.

Dagegen können die Daten, die RINGLEB (1947, 1948) veröffentlichte, die Form der Isophänen erklären. Er berechnete die thermische und hygri sche Kontinentalität im Klima von Nordwestdeutschland. Aus den Kartenbildern ist zu entnehmen, daß entgegen den Isolinien der thermischen Kontinentalität, die parallel zur Küste verlaufen, diejenigen der hygri schen Kontinentalität ein den Isophänen sehr ähnliches Bild zeigen. RINGLEB (1948) bemerkt: „Im Gegensatz zur Temperatur drehen die Isolinien (der hygri schen Kontinentalität) aus ihrem küstenparallelen Verlauf, der bis zur Linie Papanburg—Hamburg zu verfolgen ist, plötzlich in die Nordsüdrichtung: die Ozeanität nimmt südlich der Linie . . . von Westen nach Osten zu.“ Hervorgerufen wird diese Erscheinung durch ergiebige Herbstregen (vgl. auch D. I. 3.).

So kann der Verlauf der Isophänen in Abhängigkeit von dem Feuchtigkeitsangebot für die Biotope gesehen werden: *Die Entfernung der Biotope vom Meer und die Niederschlagsverteilung bewirken eine Feuchtezonierung, der weitgehend die klinale Leuchtdichteverteilung der A. sylvaticus-Tiere entspricht.*

IV. Zur Genetik der Fellfärbung bei *Apodemus sylvaticus*

Über den Genbestand von *A. sylvaticus* ist relativ wenig bekannt, da umfangreiche Untersuchungen fehlen, wie sie bei *Mus musculus* und der nordamerikanischen Gattung *Peromyscus* vorgenommen wurden (vgl. SEARLE 1968; SPERLICH 1970). Bisher sind bei der Waldmaus drei Genloci gefunden worden, die für die Haarfarbe mitbestimmend sind. Homologe Allele treten auch bei anderen Rodentiern auf (ROBINSON 1970).

1. In seiner Rassenanalyse über die europäischen Hausmäuse machte ZIMMERMANN (1949) den „dominanten U-Faktor“ (umbrous) für die Schwärzung der Felle verantwortlich. Nach Zuchtversuchen mit Waldmäusen führte er (1956) die Verdunklung der Tiere auf das gleiche Allel zurück.

Nun kann auf Grund der klinalen Verteilung der Leuchtdichte geschlossen werden, daß der Helligkeitsgradient zwischen zwei homozygoten Allel-Arealen verläuft, wobei die eine Homozygote UU in den feuchten Biotopen der norddeutschen Küsten- und Moorgebiete einen Selektionsvorteil zu genießen scheint, den die Homozygote uu in den trockneren Gebieten des Binnenlandes erfährt. Der nicht außer acht zu lassende Genfluß zwischen den Populationen bringt heterozygote Individuen, die eine geringe Verdunklung zeigen (ZIMMERMANN 1956). Bei der Hausmaus ruft das U-Allel in Verbindung mit dem A-Allel (agouti) eine Anzahl von abgestuften Dominanzen hervor, die durch eine mehr oder minder umfassende Schwärzung der Dorsalseite auffallen (SEARLE 1968). Es wird sich in künftigen genetischen Experimenten herausstellen müssen, ob die dunklen *A. sylvaticus*-Tiere einen homologen Allelbestand tragen.

2. In diesem Zusammenhang muß auf die Reaktionsnorm in der Helligkeit der

Waldmäuse eingegangen werden. Zunächst seien ZIMMERMANN'S Aussagen (1936) über stark verdunkelte Exemplare aus dem Kreis Wesermünde zitiert: „Zwei . . . lebende Tiere verloren im Zimmer diese Rückenverdunklung vollkommen und unterschieden sich in nichts mehr von anderen *sylvaticus*. Die hintere Rückenhälfte mit dem neuen Haar ist normal rotbraun, die vordere zeigt das alte, schwärzlich verdüsterte Haarkleid der im Kreis Wesermünde lebenden Waldmäuse.“ Diese Feststellung hielt ZIMMERMANN jedoch zunächst wegen der umfangreichen Zuchtexperimente von SUMNER (1924) mit *Peromyscus*, dessen Ergebnisse seiner Beobachtung widersprachen, nicht für allzu bemerkenswert. Jedoch erwähnt er (1956) dieses Phänomen noch einmal ausdrücklich in einem Beitrag über den U-Faktor bei der Waldmaus.

Eigene Versuche bestätigen ZIMMERMANN'S Beobachtungen: Von fünf dunklen *A. sylvaticus*-Tieren der Heseper-Moor-Population (He) hellten vier innerhalb von acht Monaten bei Zimmerhaltung (Temperatur über 20° C, relative Feuchte unter 60%) merkbar auf. Bei fünf in einer Feuchteammer (Temperatur 10° ± 2° C, relative Feuchte 90%) gehaltenen Tieren derselben Population war keine Aufhellung festzustellen. Fünf Exemplare der Steweder-Berg-Population (St) ließen in der Feuchteammer keine deutlichen Verdunklungserscheinungen erkennen. Die begonnenen Experimente lassen es möglich erscheinen, daß die Melaninsynthese in den Melanozyten bis zu einem gewissen Grad beeinflussbar ist (vgl. hierzu auch CLEFFMANN 1960, 1963, 1964). Grundsätzlich aber wird die Einflußnahme äußerer Faktoren auf die Gesamtfellfarbe keine direkte sein, in Anbetracht ihrer auch pleiotropen genetischen Verankerung. Gene, die die Färbung des Haarkleides bei Rodentieren mitsteuern, erwiesen sich auch für andere physiologische Prozesse als verantwortlich (GRÜNEBERG 1952; DEOL 1970). Daher wird die Art und Intensität der Melaninablagerung sicherlich nicht allein in der Wirkungsabhängigkeit der Farbe vom Umweltfaktor entschieden, sondern weitere physiologische Konstitutionen müssen sich für den Organismus als vorteilhaft gegenüber der Umwelt herausgestellt haben.

V. Selektion und Adaptation durch Fellfärbung bei Kleinsäugetieren

Es liegt nahe, den Selektionswert einer Integumentfarbe nach dem Sichtschutz, den sie dem Kleinsäugetier verleiht, abzuwägen. Neben der „Somatolyse“ spielt die „kryptische Adaptation“ eine wesentliche Rolle: Die Farbe des Tieres ist der Umgebung so ähnlich, daß sich die Körpersilhouette nicht vom Untergrund abhebt.

Die Glogersche Regel wurde von jenen Autoren angezweifelt, die auf engen Räumen unter gleichem Standortklima Nagerpopulationen fanden, die eine extreme Farbverschiedenheit aufwiesen. Im Süden Nordamerikas untersuchte man daraufhin hauptsächlich Arten der Nagergattungen *Peromyscus*, *Neotoma* und *Perognathus* (DICE 1930; BENSON 1932, 1933; DICE und BLOSSOM 1937; BLAIR 1943a, 1943b, 1950). An mehreren Orten konnte das gleiche Phänomen beobachtet werden: Populationen, die auf den Wüstenflächen und Sanddünen lebten, trugen ein fahlbraunes Fell. Nicht weit entfernt wohnende Populationen, die die Lavaströme und dunklen Felsen besiedelten, waren schwarz oder sehr dunkel getönt. Die klimatischen Verhältnisse waren an den Orten sehr ähnlich. Es schien klar, daß dieses Zusammenspiel von Fellfarbe und Untergrund eine Adaptation war, die sich feindbiologisch bewährt hatte.

Jedoch schon früher hatte SUMNER (1917, 1921) *Peromyscus*-Populationen der Nordwestküste Kaliforniens und der Mojave-Wüste verglichen und war zu der Ansicht gelangt, daß die unterschiedlichen Farben nicht allein mit kryptischer Anpassung erklärt werden könnten, sondern in Korrelation zu den Klimafaktoren, besonders der Luftfeuchtigkeit, stünden. Später revidierte SUMNER (1932) seine Vorstellung in der Weise, daß er den Feind-Beute-Selektionsdruck nicht ausschloß: Auf einer

Quarzsandinsel Nordwestfloridas fand er im feuchten Küstenklima eine sehr helle *Peromyscus*-Population (*P. polionotus leucocephalus*).

Aus Südafrika berichtet HOESCH (1956), wie sich Populationen mit „Lokalkoloriten“ auf großen Wüstenflächen, Marmorhügeln und dunklen Bergstöcken gebildet haben. Außer Beispielen aus der Reptilien- und Vogelwelt führt er eine Anzahl von Kleinsäugetieren auf (*Elephantulus*, *Aethomys*, *Mus*, *Petromyscus*, *Gerbillus* u. a.), deren Fellfarben keinen Zusammenhang mit der Niederschlagsmengenverteilung erkennen ließen, sondern vielmehr Verbergungstrachten waren. Bei der Deutung dieser Erscheinung von Anpassung und Selektion war er genötigt, die Glogersche Regel für diese Gebiete abzulehnen.

Überprüft man die Gültigkeit der Glogerschen Regel unter Berücksichtigung der oben mitgeteilten Beobachtungen, so kann man im Hinblick auf Kleinsäugetierpopulationen sagen, daß die Regel offenbar nur in Gebieten mit geschlossener Vegetationsdecke eine Bestätigung findet. Nur hier kann das Niederschlagswasser festgehalten und, durch die Transpiration der Pflanzen reguliert, an die unteren Luftschichten abgegeben werden. Es entstehen Luftfeuchtigkeitszonen mit ihrem typischen Mikroklima (GEIGER 1961). Trifft dieses zu, so liegt der Anhäufung von dunkel pigmentierten Populationen in deckungsreichen Gebieten eine andere Selektionsursache zugrunde als dem Auftreten von dunklen Lokalformen auf vegetationsarmen Felsen- und Lavafeldern. Ist für letztere der Begriff der „kryptischen Anpassung“ treffend, so ist dieser für Tiere von Populationen, die in dichten Kraut- und Strauchschichten leben, kaum sinnvoll. Südwestafrikanische Kleinsäugetiere, die keine oder wenig Lokalformen ausbilden, leben in Gebieten mit dichter Vegetation (HOESCH 1956). Hier können geringe Helligkeitsunterschiede und Farbdichtenuancen des Felles keinen Selektionswert haben.

KÖRTING (1964) versuchte die ökologisch-physiologische Bedeutung der Farbe von Säugetierintegumenten aufzudecken. Mit Hilfe umfassender Remissionsmessungen (von 250 bis 1250 nm) wies er nach, daß die phäomelaninhaltigen Felle mit den rötlichen und gelben Farbtönen im Wüstenklima durch ihr hohes Reflexionsvermögen einen Überhitzungsschutz darstellen. Jedoch konnte er für die dunkle Pigmentation in feuchten, vegetationsreichen Gebieten keine Erklärung aus thermisch-physiologischer Sicht finden, sondern meinte, daß dies eine kryptische Anpassung bedeute.

Das kann aber, wie oben erläutert, nicht zutreffend sein. Vielmehr muß man vermuten, daß in vegetationsreichen Lebensräumen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse die physiologischen Vorgänge im Kleinsäugetierorganismus so beeinflussen, daß Fellfarbausprägungen in Erscheinung treten, die mit den Klimafaktoren korrelieren.

Zusammenfassung

1. Von 420 Integumenten der beiden Arten *Sorex araneus* und *Apodemus sylvaticus* wurden die spektrale Remission gemessen und die Leuchtdichte und der spektrale Farbanteil der Fellfarbe errechnet.
2. Die Untersuchungen ergaben, daß die Fellfarbe von *S. araneus* im Sommer signifikant heller und gesättigter ist als im Winter. Dagegen ist bei *A. sylvaticus* in der Farbe des Haarkleides weder ein Saison- noch ein Sexualdimorphismus festzustellen. Auch die Haarkleider, die während der individuellen Lebensspanne (2. bis 5. Altersstufe) angelegt werden, unterscheiden sich farblich nicht signifikant.
3. Die Helligkeitsverteilung der *A. sylvaticus*-Tiere stellt sich, beeinflusst von den Niederschlags- und Feuchtigkeitsverhältnissen, in Form einer Kline dar. Für *S. araneus* konnte diese Verteilung nicht gefunden werden. Die Haarfarbe dieser Art ist strenger vom Mikroklima abhängig und unterliegt ökotypischem Polymorphismus.
4. Auf Grund der erhaltenen signifikanten Korrelationen darf angenommen werden, daß im Untersuchungsgebiet die Farbhelligkeit feuchtigkeitsabhängig, die Farbsättigung temperaturabhängig ist. Die Haarwechselzeit wird als eine sensible Phase für die Einflußnahme der beiden Klimafaktoren angesehen.

5. Die Orographie der Landschaft und die isolierte Lage der Demotope lassen in der Ravensberger Mulde Waldmausisolate entstehen. In den Fellfarben dieser Populationen dominieren die Grautöne, die wahrscheinlich standortklimatisch bedingt sind.
6. Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß die GLOGERSche Regel für Kleinsäugetiere nur in Regionen mit einer geschlossenen Vegetationsdecke Gültigkeit hat und daß die in feuchten Klimaten zu beobachtende Verdunklung der Fellfarbe nicht mit kryptischer Adaptation gedeutet werden kann, sondern auf einer Selektion pleiotroper Gene beruht.

Summary

Studies on the colour variation in Sorex araneus L. (Insectivora, Soricidae) and Apodemus sylvaticus L. (Rodentia, Muridae) in populations of Northwest-Germany

1. The spectral remittance of the integument of *Sorex araneus* and *Apodemus sylvaticus* was measured in 420 specimens. The luminous intensity and spectral colour components were calculated.
2. These measurements and calculations showed that in *S. araneus* the colouration is significantly lighter and more saturated in summer than in winter. In *A. sylvaticus*, however, there is not such a seasonal change, nor is there a sexual dimorphism of fur colour. The individual furs (2.—5. age group) do not show a significant difference in colouration.
3. The variation of brightness in fur colouration of *A. sylvaticus* is apparently correlated with precipitation and humidity and represents a cline. In *S. araneus* such a distributional variation could not be found. In this species hair colouration is more pronouncedly influenced by the micro-climate of the habitat. Thus there is ecotypic polymorphism.
4. Judging from these findings it may be assumed that in the study area, brightness of colour depends on humidity, colour saturation on temperature. Especially during hairshedding these two ecofactors exert their influence.
5. Orographic features of the Ravensberger Mulde and the isolated distribution of demotopes there give rise to secluded populations of *A. sylvaticus*. In these populations, fur colours show a predominance of grey shades which probably are caused by local climatic conditions.
6. It is hypothesized that GLOGER's rule regarding small mammals is valid only in regions under dense vegetation. In moist climates the darkening of fur colouration is not regarded as cryptic adaptation, but as the result of selection of pleiotropic genes.

Literatur

- ALLEN, J. A. (1877): The influence of physical conditions in the genesis of species; Nachdruck in: Board of the Smithsonian Institution 1906.
- AMTMANN, E. (1965a): Zur geographischen Farbvariation des afrikanischen Riesenhörnchens *Protoxerus stangeri* (Waterhouse). Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 515—529.
- (1965b): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). Z. zool. syst. Evolutionsforschung 3, 103—156.
- BARRETT-HAMILTON, G. E. H. (1900): On geographical and individual variation in *Mus sylvaticus* and its allies. Proc. zool. Soc. Lond. 1900, 397—428.
- BENSON, S. B. (1932): Three new rodents from lava beds of Southern New Mexico. Univ. Calif. Pubs Zool. 38, 335—344.
- (1933): Concealing coloration among some desert rodents of the South-Western United States. Univ. Calif. Pubs Zool. 40, 1—70.
- BERG, H. (1947): Einführung in die Bioklimatologie. Bonn.
- BERRY, R. J. (1970): Covert and overt variation, as exemplified by British mouse populations. Symp. zool. Soc. Lond. 26, 3—29.
- BLAIR, W. F. (1943a): Populations of the deer-mouse and associated small mammals in the mesquite association of Southern New Mexico. Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich. 21, 1—40.
- (1943b): Ecological distribution of mammals in the Tularosa Basin, New Mexico. Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich. 20, 1—24
- (1950): Ecological factors in speciation of *Peromyscus*. Evolution, N. Y. 4, 253—275.
- BLÜTHGEN, J. (1966): Allgemeine Klimageographie. Bonn.
- BOROWSKI, S. (1959): Variations in density of coat during the life cycle of *Sorex a. araneus* L. Acta theriol. 2, 286—289.

- (1964): Moults of shrews (*Sorex* L.) under laboratory conditions. Acta theriol. 8, 125—135.
- BOOTSCHAFTER, E. (1963): Biometrische Untersuchungen an Gelbhalsmäusen (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811) und Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) aus dem Bayrischen Wald. Säugetierk. Mitt. 11, Sonderdruck 2, 1—47.
- BROWN, L. E. (1969): Field experiments on the movements of *Apodemus sylvaticus* L., using trapping and tracking techniques. Oecologia 2, 198—222.
- CLEFFMANN, G. (1960): Über den Einfluß des Milieus in situ und in vitro auf die Manifestierung der Agutzeichnung. Verh. dt. zool. Ges., 263—268.
- (1963): Die Bedeutung von äußeren Einflüssen auf die Pigmentzelle für die rhythmische Musterbildung im Haar. Wilhelm Roux Arch. Entw.Mech. Org. 154, 239—271.
- (1964): Function-specific changes in the metabolism of agouti pigment cells. Exp. Cell. Res. 35, 590—600.
- DEHNEL, A. (1949): Studies on the genus *Sorex* L. Annl. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sect. C, 4, 17—102.
- DEOL, M. S. (1970): The determination and distribution of coat colour variation in the house mouse. Symp. zool. Soc. Lond. 26, 239—250.
- DICE, L. R. (1930): Mammal distribution in the Alamogordo Region, New Mexico. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. 213, 1—32.
- (1932): Variation in a geographical race of the deer-mouse *Peromyscus maniculatus*. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. 239, 1.
- DICE, L. R.; BLOSSOM, P. M. (1937): Studies of mammalian ecology in southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals. Carnegie Inst. Wash. Pub. 485, 129.
- ELLENBERG, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas. In H. WALTER: Einführung in die Phytologie, IV, 2.
- ELLERMANN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals. London.
- EISENTRAUT, M. (1957): Beitrag zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. u. Geogr. 85, 619—672.
- FELTEN, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. zool. Beitr. 3, 187—206.
- FITZPATRICK, T. B.; KUKITA, A. (1959): In GORDON: Pigment Cell Biology, Academic Press.
- FULLAGAR, P. J. (1967): Moults in the Field Mice and the variation in the chest markings of *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758) and *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1854). Säugetierk. Mitt. 15, 138—149.
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig.
- GLOGER, C. L. (1833): Über das Abändern der Vögel durch den Einfluß des Klimas. Breslau.
- GOETHE, F. (1952): Die Waldmaus auf Mellum. Beitr. Naturk. Niedersachs. 5, 29—37.
- (1955): Die Säugetiere des Teutoburger Waldes und des Lipperlandes. Abh. Landesmus. Naturk. Münster 1/2, 5—195.
- GÖRNITZ, K. (1923): Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern. J. Orn. Lpz. 71, 456.
- GRÜNEBERG, H. (1952): The genetics of the mouse. Den Haag.
- HAILTLINGER, R. (1968): Seasonal variation of pelage in representatives of the genus *Apodemus* (Kaup, 1829) found in Poland. Zoologica Pol. 18, 329—345.
- Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands Bd. 1: 1953—1962, Bd. 2: 1959 bis 1962, Bundesanstalt f. Landeskunde und Raumforschung, Bad Godesberg.
- HOESCH, W. (1956): Das Problem der Farbübereinstimmung von Körperfarbe und Untergrund. Bonn. zool. Beitr. 7, 50—83.
- HUXLEY, J. (1942): Evolution, the modern synthesis. London.
- JÁNSKÝ, L.; HANÁK, V. (1960): Studien über Kleinsäugerpopulationen in Südböhmen II: Aktivität der Spitzmäuse unter natürlichen Bedingungen. Säugetierk. Mitt. 8, 55—63.
- KIKKAWA, J. (1964): Movement activity and distribution of small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. J. Anim. Ecol. 33, 259—299.
- Klima-Atlas von Niedersachsen (1964): Deutscher Wetterdienst, Offenbach a. M.
- Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen (1960): Deutscher Wetterdienst, Offenbach a. M.
- Klimakunde des Deutschen Reiches (1939): Bd. II, Reichsamt für Wetterdienst, Berlin.
- KNAPP, R. (1958): Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. Stuttgart.
- KNIPRATH, E. (1967): Untersuchungen zur Variation der Rückenfärbung der beiden Meisen *Parus montanus* und *Parus palustris*. J. Orn. 108, 1—46.
- KÖRTING, H. (1964): Spektrale Remissionsmessungen an Säugetierintegumenten und ihre ökologisch-physiologische Bedeutung. Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. u. Geogr. 91, 467—516.

- LEHMANN, E. v. (1955): Über die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa. Bonn. zool. Beitr. 6, 8—27.
- (1966): Zum Haarwechsel deutscher Kleinsäuger. Bonn. zool. Beitr. 9, 10—23.
- LIENERT, G. A. (1962): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim.
- LINDER, A. (1964): Statistische Methoden. Stuttgart.
- LUBNOW, E. (1963): Die Haarfarbe der Säugetiere, II. Untersuchung über die schwarzen und gelben Melanine. Biol. Zbl. 82, 465—476.
- LUBNOW, E.; NIETHAMMER, G. (1963): Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen. Verh. dt. zool. Ges. München, 646—663.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg u. Berlin.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. London.
- NIETHAMMER, J. (1959): Eine neue Farbmutante der Waldmaus. Säugetierk. Mitt. 7, 174.
- OLERT, J. (1969): Fellzeichnung und Größe rheinischer Waldspitzmäuse (*Sorex araneus*) (Mamm.-Insectivora). Decheniana 122, 123—127.
- OSTERMANN, K. (1956): Zur Aktivität einheimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jb. Abt. allgem. Zool. u. Physiol. 66, 355—388.
- OSTWALD, W. (1939): Die kleine Farbmeßtafel, Ausgabe A. Göttingen.
- OTT, J. (1968): Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* L. 1758 in der Schweiz (Mammalia, Insectivora). Revue suisse Zool 75, 58.
- OTT, J.; OLERT, J. (1970): Färbungsunterschiede zwischen *Sorex araneus* Linnaeus 1758 und *Sorex gemellus* Ott 1968 (Mammalia, Insectivora). Revue suisse Zool. 77, 283.
- PITTIONI, B. (1950): Das Problem der Formenbildung. Ein Deutungsversuch mit Hilfe der klimaökologischen Formel. Bonn. zool. Beitr. 1, 254—261.
- REINIG, W. F. (1937): Melanismus, Albinismus und Rufinismus. Leipzig.
- RENSCH, B. (1929): Das Problem geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin.
- (1936): Studien über die klimatische Parallelität der Merkmalsausbildung bei Vögeln und Säugern. Arch. Naturgesch. N. F. 5, 317—363.
- (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart.
- RIDGWAY, R. (1912): Color standards and color nomenclature. Washington D. C.
- RINGLEB, F. (1947): Die thermische Kontinentalität im Klima West- und Nordwestdeutschlands. Met. Rdsch. 1, 87—95.
- (1948): Die hygrische Kontinentalität im Klima West- und Nordwestdeutschlands. Met. Rdsch. 1, 276—282.
- ROBINSON, R. (1970): Homologous mutants in mammalian coat colour variation. Symp. zool. Soc. Lond. 26, 251—268.
- RÖBEN, P. (1969a): Die Spitzmäuse (Soricidae) der Heidelberger Umgebung. Säugetierk. Mitt. 17, 42—62.
- (1969b): Ein für europäische Kleinsäuger neues Haarwechselschema. Zur Gattung *Apodemus* im Rhein-Neckar-Gebiet. Säugetierk. Mitt. 17, 31—42.
- RUNGE, F. (1958): Die Naturschutzgebiete Westfalens. Münster.
- SCHERHAG, R. (1960): Einführung in die Klimatologie. Braunschweig.
- SCHUBARTH, H. (1958): Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. Acta theriol. 2, 176 bis 202.
- SEARLE, A. G. (1968): Comparative genetics of coat colour in mammals. London.
- SHILLITO, J. (1963): Field observations on the growth, reproduction and activity of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L. Proc. zool. Soc. Lond. 140, 99—114.
- SPELICH, D. (1970): Populationsgenetik II. Fortschr. Zool. 207—267.
- STEIN, G. (1938): Biologische Studien an deutschen Kleinsäufern. Archiv Naturgesch. N. F. 7, 477—513.
- (1954): Materialien zum Haarwechsel deutscher Insektivoren. Mitt. zool. Mus. Berl. 30, 12—34.
- (1960): Zum Haarwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) und weiterer Muroidea. Acta theriol. 4, 27—44.
- SUMNER, F. B. (1917): The role of isolation in the formation of a narrowly localized race of deer-mice. Am. Nat., 173—185.
- (1921): Desert and lava-dwelling mice, and the problem of protective coloration in mammals. J. Mammal. 2, 75—86.
- (1924): The stability of subspecific characters under changed conditions of environment. Am. Nat., 481—505.
- (1926): An analysis of geographic variation in mice of the *Peromyscus polionotus* group from Florida and Alabama. J. Mammal. 3, 149—184.

- (1927): Linear and colorimetric measurements of small mammals. *J. Mammal.* 8, 177—206.
- (1932): Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer-mice (*Peromyscus*). *Biblia genet.* 9, 1—106.
- WAERDEN, B. L. van der (1957): *Mathematische Statistik*. Berlin.
- WEBER, E. (1967): *Grundriß der biologischen Statistik*. Stuttgart.
- WILCKE, G. (1938): Freiland- und Gefangenschaftsbeobachtungen an *Sorex araneus* L. *Z. Säugetierkunde* 12, 332—335.
- ZALESKY, K. (1948): Die Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) in ihrer Beziehung zur Form tetragonurus Herm. in Nord- und Mitteleuropa. *Sber. öst. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Kl., Abt. I* 157, 129—185.
- ZIMMERMANN, K. (1936): Zur Kenntnis der europäischen Waldmäuse (*Sylvaemus sylvaticus* L. und *Sylvaemus flavicollis* Melch.). *Archiv Naturgesch. N. F.* 5, 116—133.
- (1949): Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. *Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. u. Geogr.* 78, 301—322.
- (1951): Über Harzer Kleinsäuger. *Bonn. zool. Beitr.* 2, 1—8.
- (1956): Der Umbrous-Faktor bei der Waldmaus. *Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. u. Geogr.* 84, 463—466.
- ZOLLHAUSER, M. (1958): Versuche über Ruhe- und Aktivitätsperioden bei verschiedenen Mäusearten. *Z. vergl. Physiol.* 40, 642—663.

Anschrift des Verfassers: Dr. R. SCHRÖPFER, Päd. Hochschule Bielefeld, Seminar für Biologie, 48 Bielefeld, Lampingstraße 3

Erfolgreiche Gefangenschaftszucht bei Brandmäusen, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)

Von URSULA WILL und HANS REICHSTEIN

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel,

Dir. Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 24. 7. 1972

Brandmäuse gehören zu jenen einheimischen Kleinsäugetern, deren Zucht übereinstimmend als schwierig angesehen wird (ZIMMERMANN 1954; FRANK, briefl. Mitt. v. 21. 6. 1972). Selbst dem in Kleinsäugerhaltung und -zucht erfahrenen K. ZIMMERMANN gelang es nicht, *A. agrarius* in Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen. Eigene Bemühungen in früheren Jahren sind ebenso erfolglos geblieben wie spätere Versuche am hiesigen Institut, wo verschiedentlich Doktoranden Brandmäuse hielten. Nur zwei konkrete Fälle von Gefangenschaftsvermehrung sind uns bislang bekannt geworden. Einen kurzen — in einem anderen Zusammenhange geäußerten Hinweis enthält das Schrifttum (v. LEHMANN 1970, S. 154). Den zweiten Hinweis verdanken wir F. FRANK; ihm gelang es, in Gefangenschaft Nachzucht von Brandmäusen zu erhalten (briefl. Mitt. v. 21. 6. 1972). Dann ist hier schließlich noch eine Bemerkung von STEIN anzuführen, der uns folgendes mitteilte: „Indessen erschien vor Jahren in der Säugetierabteilung ein altes, unlegbar schmutziges Weibchen und erzählte uns von ihrer *agrarius*-Zucht! ZIMMERMANN hat sich die Sache angesehen und bestätigt . . . Veröffentlich-